生命科学名著

生物多样性——测量与评估前沿

Biological Diversity

Frontiers in Measurement and Assessment

〔英〕A. E. 马古兰　〔美〕B. J. 麦吉尔　编著

韩博平　官昭瑛　杨　阳　译



生物多样性——测量与评估前沿

Biological Diversity
Frontiers in Measurement and Assessment

〔英〕A. E. 马古兰 〔美〕B. J. 麦吉尔 编著
韩博平 官昭瑛 杨 阳 译

科 学 出 版 社
北 京

图字：01-2014-1518 号

内 容 简 介

本书提供了生物多样性测量与评估的最新方法与实际应用。全书分为六部分，第一部分介绍了生物多样性监测的样本及物种的可检测性；第二部分阐述了生物多样性测量的指标；第三部分从多度的角度论述了物种分布模式，以及生物多样性的空间结构；第四部分包括功能性状、系统发育和遗传多样性的测量方法与进展；第五部分从多个角度讨论了生物多样性的应用；第六部分对全书进行了总结。书中每个章节的作者都是生物多样性研究领域的知名学者，他们对构建生物多样性测量方法有着重要贡献。作者通过阐述生物多样性测量指标之间的内在联系，让读者全面地理解生物多样性的内涵和逻辑，展示了当今生物多样性测量与评估领域的最新进展。

本书可供群落生态学和生物多样性保护等相关领域的不同层次读者阅读参考，对初学者提供了最新的概念指引，对研究人员则提供了值得深入思考和关注的难点与热点，对生物多样性管理人员科学地开展监测和调查提供了实践指导。

图书在版编目 (CIP) 数据

生物多样性：测量与评估前沿/（英）A.E. 马古兰（Anne E. Magurran），（美）B.J. 麦吉尔（Brian J. McGill）编著，韩博平，官昭瑛，杨阳译. —北京：科学出版社，2019.1

书名原文：Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment
ISBN 978-7-03-060399-9

Ⅰ. ①生… Ⅱ.①A… ②B… ③韩… ④官… ⑤杨… Ⅲ. ①生物多样性–研究 Ⅳ.①Q16

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2019）第 008261 号

责任编辑：王海光　高璐佳 / 责任校对：郑金红
责任印制：吴兆东 / 封面设计：刘新新

科学出版社 出版
北京东黄城根北街 16 号
邮政编码: 100717
http://www.sciencep.com

北京中石油彩色印刷有限责任公司 印刷
科学出版社发行　各地新华书店经销
*

2019 年 1 月第 一 版　开本：720×1000 1/16
2019 年 1 月第一次印刷　印张：28
字数：564 000

定价：198.00 元
(如有印装质量问题，我社负责调换)

编著者名单

Scott A. Bonar
University of Arizona, USA

Stephen T. Buckland
University of St Andrews, UK

Anne Chao
Taiwan “Tsing Hua University”, China

Robin L. Chazdon
University of Connecticut, USA

Steven L. Chown
Stellenbosch University, South Africa

Robert K. Colwell
University of Connecticut, USA

Sean R. Connolly
James Cook University, Australia

William K. Cornwell
University of British Columbia, Canada

Melanie Culver
University of Arizona, USA

Thomas P. Curtis
University of Newcastle Upon Tyne, UK

John Donoghue II
University of Arizona, USA

Maria Dornelas
James Cook University, Australia

Jeffrey S. Fehmi
University of Arizona, USA

Robert Fitak
University of Arizona, USA

Kevin J. Gaston
University of Sheffield, UK

Nicholas J. Gotelli
University of Vermont, USA

Fangliang He
University of Alberta, Canada

Peter A. Henderson
Pisces Conservation Ltd, UK

Hans-Werner Herrmann
University of Arizona, USA

Lou Jost
Via a Runtun, Baños, Tungurahua, Ecuador

Yue M. Li
University of Arizona, USA

S. Kathleen Lyons
National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USA

Karen Magnuson-Ford
Simon Fraser University, Canada

Anne E. Magurran
University of St Andrews, UK

Brian A. Maurer
Michigan State University, USA

Robert M. May
University of Oxford, UK

Melodie A. McGeoch
South African National Parks, South Africa

Brian J. McGill
University of Maine, USA

Norman Mercado-Silva
University of Arizona, Tucson, USA

Arne Ø. Mooers
Simon Fraser University, Canada

Stuart E. Newson
British Trust for Ornithology, UK

Lise Øvreås
University of Bergen, Norway

Michael L. Rosenzweig
University of Arizona, USA

Candan U. Soykan
San Diego State University, USA

Angelika C. Studeny
University of St Andrews, UK

Karl Inne Ugland
University of Oslo, Norway

Mark Vellend
University of British Columbia, Canada

Peter J. Wagner
National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USA

Evan Weiher
University of Wisconsin - Eau Claire, USA

Chi Yuan
University of Arizona, USA

序

悬挂于伦敦的英国皇家学会理事会办公室中唯一的画像是约瑟夫·班克斯的肖像，他强大的存在感似乎仍占据着整个房间。约瑟夫·班克斯担任英国皇家学会主席 42 年（1778～1820 年）之久。那是一个风起云涌的年代，发生了法国大革命、拿破仑战争，以及包括彼得卢大屠杀在内的无休止的战争。而多数人不甚了解的事实是，对建立已久的科学界而言，这个时期同样也是一个风起云涌的年代。直至 18 世纪后期，科学在本质上还只是指数学和物理学。班克斯是位植物学家，曾短暂地师从分类学家林奈，一些有影响的英国皇家学会成员并不支持他。这是由于当时植物学家与园丁一样，还算不上科学家，尽管当时植物学家与政治家有紧密的来往和联系。

其实，在 1660 年英国皇家学会成立及牛顿提出万有引力定律和运动定律之后，人们对地球上生物多样性编目系统的关注持续了整整一个世纪。1758 年林奈在《自然分类》（*Systema Naturae*）[①]中提出双名法，书中命名了约 9000 种动植物。但在许多方面，这已滞后一世纪的问题进展仍很缓慢。

当今，全球范围内已命名的真核生物（不包括病毒、细菌）有 160 万～170 万种，每年新增物种 15 000 种（May 2007）。种类数量的不确定，部分原因是还缺少一些类群的完整数据库，这使得同一物种在不同地点由不同的人独立发现后采用了不同命名的问题颇为严重。原核生物种类数量据估计应为 500 万～1000 万种，但也有人认为这个数字低可至 300 万种，高可达 1 亿种。这种巨大的不确定性部分来源于管理上称为劳动力分配低效的问题。尽管对分类学家自身的分类情况记录贫乏，但据粗略估计，他们对脊椎动物、植物和无脊椎动物的分类投入的工作量是相对均匀的（Gaston & May 1992）。但是，存在一种脊椎动物，对应地就存在 10 种植物和 100 种无脊椎动物（甚至可能为 1000 种）。如果考虑一下有关保护生物学的文献，劳动力的分配甚至更不合理。1979～1998 年发表在期刊《保护生物学》与《生物保护》的文献，有大约 69%是关于脊椎动物的，20%是关于植物的，11%是关于无脊椎动物的。无脊椎动物中有一半是关于鳞翅目的，它具有类似于鸟类的地位（Clark & May 2002）。正如世界自然基金会（World Wildlife Fund）的年度报告所指出的那样，保护行动几乎完全是针对那些有魅力的大型动物。从公众角度来说，这是可以理解的，但就生态系统功能保护而言，这是极不合理的。

---

① 译者注：原著中此处为 *De Rerum Naturae*，有误，已改正

对大型动物多样性的保护能自然而然地保护无脊椎动物多样性的观点是经不住推敲的（Prendergast et al. 1993）。

《生物多样性——测量与评估前沿》主要关注对生物多样性格局认识的进展，这是一个长期缺少关注的领域：生物多样性到底是什么，是如何测量和表征的？这本书所涉及的主题和范围已在第 1 章的引言中清晰简明地阐述了，在序中我就不再赘述。但我仍要强调，目前对生物多样性格局理解的探索在很多方面都超越了林奈。值得注意的是，有关物种相对多度（SRA）的第一篇论文也是在 100 年前发表的（Raunkaier 1909）。

该书有好几章是关于生物多样性的不同指数，目的是将一个样地或生态系统中物种相对多度的复杂细节简化为单个指数（或者少数几个指数）。对于快速评估或比较，这样做是可以理解的，也是有意义的。然而，就我个人的倾向，始终认为应尽可能地使用物种相对多度的分布。为浓缩这一信息，通常的做法是采用均值或方差（或相当的指数），这似乎很方便，但细节信息的丢失很容易导致群落组织的重要特征被忽略。就我个人的观点，并不推荐使用所谓的香农-维纳（Shannon-Wiener）多样性指数，$H=-\Sigma_i p_i \ln p_i$（p_i 是第 i 个物种的相对多度）。出于对信息理论的偏爱，通过取对数使 Shannon-Wiener 指数对数据进行了强有力的压缩（以 10 为底取对数，100 与 1 000 000 之间的差别还不到 10），因而显著地降低了指数的分辨能力。如果需要使用单一指数，应尽可能避免使用对数转换（May 1975）。

当考虑与多样性胁迫有关的多度格局时，需要谨记：稀有并不意味着濒危，多度很大也不意味着种群稳定。这一点可参考旅鸽是如何灭绝的，在 Rabinowitz 的经典论文 *Seven Forms of Rarity* 中也可以看到相关的例子（Rabinowitz 1981; Rabinowitz et al. 1986）。但我觉得在这里仍值得再次强调。

目前，植物和动物自然群落承受的压力是巨大的，而且这种压力还在不断增加。自从达尔文在 150 年前发表《物种起源》以来，人口数量增加了 7 倍，人均能源消耗也增加了相似的倍数，从而使我们对地球生态系统的整体影响强度增加了 50 倍。Vitousek 等（1986）估计人类直接或间接地占用了大约 40%的陆地净初级生产力，这个估计最近由美国陆地卫星对人类利用的土地进行监测所获得的图像所证实（Sachs 2008）。更为特别的是，在 2008 年所固定的大气氮中，55%来自 Harber-Bosch 工业化学过程，而非生物地球化学过程，尽管这些自然过程才是生物圈的创造者和维持者（Sachs 2008）。

所有这些人类活动都对自然生态系统带给我们的服务功能产生了重要影响。目前生态系统服务功能的价值并不计入国民生产总值（GDP）的传统计量，粗略估计其价值，与传统经济学的全球 GDP 相当，甚至超过全球 GDP 总量（Constanza et al. 1997）。最近的“千年生态系统评估”（Millennium Ecosystem Assessment,

MEA）将这些不同的生态系统服务功能划分为 24 个大类（Millennium Ecosystem Assessment 2005；May 2007），其中有 15 个大类被评估为正在退化，4 个大类得到改善（主要与食物产出有关），剩余的 5 个大类，由于目前认识不够，还不能很好地给予评估。

人类为了满足自身需要，是如何改变栖息地和生态系统的，又是怎样对特定物种和生态系统关键要素进行保护的？了解这些尤其需要我们对生物多样性形成与维持的机制有更深入的理解。这并不是一件容易的事。许多纯粹的保护主义者会对我们人类是否能够真正深入地认识这些机制充满疑虑。然而，人们对马赛克般的退化栖息地和对精心建立的保护区持续增长的威胁却司空见惯，各种紧张关系也随之形成。Terborghs（1983）撰写的 *Five New World Primates* 是这一领域的先驱性工作。

总之，该书的出版是很及时的，它对我们当下已知的、未知的生物多样性知识提供了全面和权威的阐述，为我们提供了一个集有效信息和技术于一体的工具箱，同时也为今后需要进一步研究的领域提供了指引。

Robert M. May
牛津大学动物学系

目　　录

第二部分 多 样 性

第三部分　分　　布

第四部分 多样性测量的替代方法

第五部分 应　　用

第六部分　结　论

第1章

测量和评估生物多样性的挑战与机遇

Anne E. Magurran, Brian J. McGill

当我们看到岸边密布的植物和灌木时，我们总认为它们的数量比例与种类是偶然形成的，这种想法是极其错误的！想必大家都听说过一个观点：美洲的一片森林被砍伐之后，会生长出很多与之前不同的植物群落。但事实是，在美国南部印第安部落的废址上，之前的树木都被清除了，如今那里同周围的原始森林一样，展示出同样丰富的多样性，也拥有相同的植物种类组成。

——《物种起源》（达尔文 1859）

1.1 引言

到了19世纪，博物学家已开始记录这样一个对于最早的人类来说是显而易见的事实：物种在它们的常见程度上存在显著差异。举例来说，奥杜邦指出，美国北部的鸟类在物种多度上相差很大，高达7个数量级（McGill 2006；McGill et al. 2007）。达尔文对常见种和稀有种，以及物种多度和类型在地理上差异的思考，形成了他关于自然选择的想法（Darwin 1859）。然而，在达尔文引起人们注意“自然界物种的数量比例和种类”的同时，他还发现了长达一个半世纪后仍持续挑战生态学家的问题。

人类对区分物种多样性高的类群和多样性低的类群有一种强烈的直觉，如热带雨林和人工林的对比。此外，由达尔文提出的物种在多度上的不等性是如此普遍，已经被当作“生态学定理”（McGill et al. 2007）。然而，量化一个群落的生物

多样性，评估多样性的时空差异，对于想揭示自然规律的科学工作者，以及那些负责可持续利用野生自然的管理者和政策制定者来说，绝不是像看起来的那么简单。造成这种困难的原因是，生物多样性是一个多角度的概念，可以用不同的方式记录和定义。在概念上弄清我们所说的生物多样性是对其进行测定（量化）的前提。虽然人们能通过各种手段来进行测量，但其中的一些手段会比其他的更好。本书的目的是让读者了解生物多样性测定中的复杂性，并为这一重要而迅速扩展的领域提供一个最新的说明。

1.2 研究现状

2010 年被定为联合国国际生物多样性年（UN IYB），这一创意凸显了国际社会对生物多样性有效和合理评估有着越来越多的需求。IYB 的目标是促进生物多样性保护，以及激励各种组织、机构、公司和个人采取直接行动，减少生物多样性在世界范围内的不断丢失。然而，2010 年也是 2002 年世界首脑会议在可持续发展问题上所设定的目标时间，以期让目前生物多样性的丧失速率有明显减缓。现在普遍认为 2010 年这个目标不会达到，原因有很多，其中一个问题就是关于如何最好地测定生物多样性的争论。

生物多样性的测定与盲人摸象的故事有许多相似之处。人们对生物特性的判断由他们接触和感受到的性状决定，正如盲人摸到的是腿还是耳朵。量化生物多样性在很多方面就像测量一只大象（Nanney 2004）。可以用其形态或行为，或神经回路，又或者是 DNA 来描述大象。在时间上可跟踪基因表达或比较大象个体间在基因表达上的差异，也可以探索不同的大象群体间社会性的相互作用。所有这些方法都是有效的，但它们又有明显的不同。调查人员需要指定对大象的哪些方面进行评估，然后使用正确且符合其研究目的的方法。同样，没有任何单一的方法能完全表述大象的本质。因此，也没有一种指标可以完全量化生物多样性。大量的多样性指数已被开发出来（Southwood & Henderson 2000；Royal Society 2003；Magurran 2004）。Southwood（1978，第 421 页）认为：这些爆发性地建立的多样性指数和喜欢发明新方法的习惯是对他们的前辈的一种声讨。生物多样性的评估不仅包括传统的测定物种丰富度、均匀度和数量分布，也包括评估出现频率、分布范围大小、脆弱性，以及功能性状与系统发育谱系的多样性。很明显，不可能有一个放之四海而皆准的指数。相反，一组测定方法已经被开发来分析生物多样性的某个方面，其中一些比其他的测定方法要更好。虽然必须选择一系列的指标进行分析看起来像一个缺点，但它们可测定生物多样性的不同方面，这不仅有助于生态学家深入了解生态系统功能，同时也为很多实际的问题提供指引，如多样性和生态系统服务功能之间的关联。

对生物多样性的量化最早应该是始于达尔文，他在 1855 年记录了在唐恩（Downe）的家附近的 Great Pucklands 牧场的所有植物，列出了 142 个物种。这比 Raunkaier 于 1909 年发表的第一个物种的相对多度早了 50 多年。其他在早期做出重要贡献的研究还有：Motomura（1932）和 Fisher 等（1943）奠定了物种多度分布调查的基础，随之而来的有 Presteon（1948）、MacArthur（1960）、May（1975）、Pielou（1975）、Taylor 等（1976）和 Sugihara（1980）等的研究。他们的研究为生物多样性测量提供了理论框架，这些研究在今天仍然值得一读。另外，20 世纪末的两个进展将生物多样性的测量和评估推向了一个新的台阶。首先，是承认生物多样性是一项重要的全球资源，它正在加速丧失。其次，是计算能力的进步促进了大量的统计和建模技术的发展。

1.3　本书梗概

尽管分析和计算资源上的极大改进在很大程度上帮助了生态学家，但新方法的快速发展也导致与旧方法的矛盾和应用上的一些混淆，大家对确定所谓的“最佳方法”缺乏统一，也造成了在应用上的困惑。本书提供了测量和评估生物多样性的最新方法，同时特别强调了生物多样性测定的实际应用。本书是对 Magurran（2004）书中讨论的延伸，包括多样性测定的新方法，以及对一些大家熟悉的方法的检验。我们强调分类单元的种类、多度和地理分布的测量，反映了达尔文所界定的“多样性”的含义。本书作者对生物多样性的量化具有丰富的经验，他们对新的发展做出了重要贡献。尽管他们对于生物多样性评估的基本要素有很好的认识，但对这样一个充满活力的领域，我们的贡献者并不总是一致认为哪些指标和方法是最好的。本书的不同章节阐述了不同方法的优点和缺点，从而帮助读者获得一个合理的结论，使其能在他们自己的研究系统中发挥最好的作用。

本书主要面向的是那些需要测量和评估生物多样性的人员。在我们的心目中，他们应该是参与研究项目的高年级本科生、研究生、博士后、环境管理人员和保护生物学家。虽然本书不是作为一本生态学理论教材而设计的，但我们仍然希望在书中提到的问题能够引起模型研究人员和理论生态学家的兴趣。每一章的构架是：作者首先描述该章节研究领域的进展情况，然后是相关的讨论和建议及未来的研究方向，并最终以要点结尾。

本书从对生物多样性的基础测量问题的综述开始。正如 Scott A. Bonar、Jeffrey S. Fehmi 和 Norman Mercado-Silva 所阐释的那样，调查设计与方法对生物多样性调查的成功发挥了至关重要的作用。虽然这些都是众所周知的问题，但它们往往没有得到应有的关注。第 2 章阐述了在进行生物多样性调查之前必须解决的问题。相比之下，Stephen T. Buckland、Angelika C. Studeny、Anne E. Magurran 和 Stuart E.

Newson 强调了一个至今仍被忽略的重要问题。大多数关于多样性的统计分析是基于“对群落的采样是随机的”这一假设，但绝大多数调查不考虑是否满足这个假设。在面对实际问题时，个体和物种在可检测的难易程度上往往会有很大的差异。当然，对一些类型的个体和物种在可检测性（或可观测性）上的差异进行评估比其他类型更容易。Buckland 等展示了可检测性是如何影响多样性的统计结论的，并提供了如何处理一些问题的建议。

接下来的第 4 章讲述了物种多样性的分析方法。虽然“生物多样性”这个词可以有多种含义，但人们往往采用一个通用的形式对其进行表述(EASAC 2009)，多数学者及政策制定者和管理者将物种丰富度作为生物多样性的一个核心要素。在很多方面，物种丰富度（在一个特定的地区或群落中的物种数量）是研究生物多样性的标志性测定指标。它常被用来指示生物多样性的热点地区，在生物保护规划中起到重要作用。物种丰富度与我们对生物多样性的直观认识相符合。然而，尽管其具有广泛的吸引力和简洁性，但准确地估计物种丰富度是极为困难的。这个星球上到底有多少个物种我们仍不清楚，对其物种数量估计的误差至少在一个数量级以上。这不仅仅是在全球层面上，在区域水平也是如此，即使是对一些有明显分类特征的生物种类，我们也不能准确计算其物种丰富度。造成这一困难的原因可以从达尔文和奥杜邦的研究中看出：大多数物种是稀有的，随着观测和采样强度增加，几乎总会导致物种丰富度的增加。幸运的是，目前有越来越多的方法提供了解决这个问题的途径。Nicholas J. Gotelli 和 Robert K. Colwell 给出了可用于采样强度不同的样点间公平地比较计算多样性方法上的说明（即便研究者认为在这些样点采样投入的劳动强度是相同的），以及对推断一个集群中最小物种数的新一代非参数估计方法进行检验的方法。

虽然物种丰富度被广泛应用于测定生物多样性，但调查人员总是希望找到一种量化达尔文关心的“比例数和物种数”的统计量。正如开篇所提到的，所有群落中物种的丰富度都是不同的。然而，群落间的差异也可由其物种组成的差异造成，即物种在多度分布上的均匀程度。均匀度提供了揭示影响群落结构的生态过程的信息，或者提供了一个衡量其影响的方法。介于物种丰富度和均匀度之间有一系列的测量指数，包括人们熟悉的一些指数，如 Shannon 指数、Simpson 指数和 Margalef 指数，以及一些不常用的指数。Brian A. Maurer 和 Brian J. McGill 将在第 5 章中探讨这些指数，并指导如何使用这些多样性统计量。

一些研究人员希望基于一个样地的多样性评估，得出一个范围更大的结论。这可能涉及从一组群落中获得生物多样性分布的结论，或者评估多样性的地域性梯度。Whittaker（1960）第一次阐述了基于一个样地或生境内的生物多样性，即 α 多样性，与基于两个或多个样地之间的生物多样性，即 β 多样性的区别。α 多样性和 β 多样性的集合为 γ 多样性，即一个景观区域的生物多样性。一直以来，对

测定物种组成的相似性和 β 多样性的关注仍然远少于对 α 多样性的关注。过去十年，人们对物种组成相似性和 β 多样性分析的关注程度有了明显的增加。Lou Jost、Anne Chao 和 Robin L. Chazdon 在第 6 章中阐述和概括了这个迅速发展的领域。

如果增加一个样地或样点的调查时间，记录的物种数量则会增加，这一观点在生态学上根深蒂固。最早的形式化表达是由 Preston 提出的，他强调物种-面积曲线和物种-时间曲线是相当的。由于联合国国际生物多样性年的重视，迫切需要量化生态群落变化，以及评估生物多样性丢失是在加快还是减缓，导致这一领域出现了一系列的野外调查研究。Anne E. Magurran 在第 7 章中总结了评价时间周转率的方法，强调仍有必要了解生态群落基准变化。

单个生物多样性指数限制了传递的信息量。另一种方法是从物种多度分布或详细的空间格局来分析群落结构。这是本书第三部分的主题。在第 8 章，Anne E. Magurran 和 Peter A. Henderson 探讨研究了生态学上物种的常见性与稀有性的问题，讨论了可用来识别常见种和稀有种的方法。物种多度分布是一个群落中记录物种多度的正规表述，也是被广泛应用于进行群落比较和检验群落结构相关假说的工具。Brian J. McGill 在第 9 章详细阐述、分析了物种多度分布，在总结近期常用的研究物种多度分布的方法后，他给出了一个表述物种多度分布的新的可视化方法，能够避免早期图表式方法的局限性。他还提供了详细分析，来评估小样本条件下哪个定量方法更有效、哪个定量方法是真正独立的方法。在此基础上，他给出了在不同情况下定量方法的使用指南。研究物种多度分布的一个主要挑战是如何最好地拟合。在第 10 章中，Sean R. Connolly 和 Maria Dornelas 评估了物种多度分布模型的不同拟合方法，分析了量化拟合优度的方法。正如他们所总结的，模型比选统计是一种很有前途的发展方向，它比传统方法，如图形检验和拟合优度统计量的比较分析，更有优势。

一些生态学家关注物种多度的分布，而另一些则关注物种的空间布局。正如 Kevin J. Gaston 和何芳良在第 11 章中所指出的那样，生物多样性最基本的单元之一是在一个给定的样点，如生境斑块、岛屿，或在地图方形网格上一个物种的存在或缺失。他们提供了一种简单的物种×样点（$r \times c$）矩阵，该矩阵给出了一组样点（c 列）中不同物种的存在/缺失（r 行）。该矩阵是许多生物多样性研究中的关键，与物种-面积关系、嵌套结构、β 多样性梯度等格局表征相关联。Kevin J. Gaston 和何芳良探讨了物种占居与面积、物种占居与多度的关系，以及物种-占居分布，指出用物种占居来估算物种多度是其中的关键。在第 12 章中，Brian J. McGill 通过分析生物多样性空间结构对生态管理和保护的意义发展了一种空间观点。空间统计学新的发展被用于解决诸如“多度在空间有变化吗？”和“在空间上是否存在相互作用？”等问题。空间结构分析是生物多样性研究中一个有代表性的领域，在该领域中新技术发挥着特别重要的作用。

历史上绝大多数研究人员用物种（或有时采用形态学物种）作为生物多样性表达的通用单位。然而一些生态学家，如 Pielou（1975），有超越时代的发现，他们认识到通过分类或系统发育信息来提高生物多样性评价的信息含量是可能的。这种观点得到了强化，因为人们已越来越意识到保护生物功能多样性的必要性，以及在方法论上的快速发展。这一领域的最新发展将在本书的第四部分讨论，包括多样性测定的其他指数和方法。这一部分开始于 Evan Weiher 对生物性状多样性的介绍（第 13 章）。他强调了性状多样性的 4 个概念：性状空间的占居、功能性均匀度、功能性分歧度及物种聚集程度。这一章还提供了目前快速发展起来的一系列指数及选择和应用这些指数的指南。当然，方法的选择总是由研究目的决定的。例如，如果目标是评估一个群落内性状多样性的话，多元变量方法可能是最合适的。

谱系（系统发育）多样性是另一个正在发展一些新的评估指数的领域。这种评估体系快速发展背后的推动力是不断增长的认识：这些多样性测量指数在保护生物学和群落生态学中扮演着重要的角色。Mark Vellend、William K. Cornwell、Karen Magnuson-Ford 和 Arne Ø. Mooers 在第 14 章给出了谱系多样性的概念性综述，还报道了基于系统发育结构和群落组成的一组假设所构建的多个模拟群落及对这些模拟群落的分析。Vellend 及其合作者还探讨了这些新指标之间的定性和定量关系，并提供了不同目的情况下如何选择指数的建议。例如，他们指出，谱系多样性测量的灵敏度很大程度上取决于系统发育树的形状。完善的系统发育信息是以分子生态学的变革为前提的。这意味着，我们不只是对物种进行计数，还可以对性状和系统发育进行评估，现在我们可以直接评估基因的多样性。Melanie Culver、Robert Fitak 和 Hans-Werner Herrmann 在第 15 章探讨了这些内容。他们指出：遗传多样性可以用多种分子遗传标记来衡量，每一个分子标记都有不同的进化速率。由于分子标记具有不同的分辨能力，如何选择标记物将取决于你的生物多样性问题，以及解决这一问题所需要的分辨率水平。

现在已很清楚了，本书所介绍的方法针对广泛的理论和实际应用问题。在本书的第五部分，从实际应用的角度，介绍了一套案例研究，说明了多样性测量和评估的重要性。Lise Øvreås 和 Thomas P. Curtis 在第 16 章强调微生物多样性是多样性研究的最前沿。他们指出，传统的物种概念在微生物生态学中是不可行的，而将重点放在从分子（主要是 rRNA）的变化中推断出的进化关系上。Øvreås 和 Curtis 强调样本采集的重要性，指出新型的大规模平行测序技术的出现将为分子群落提供一种综合的检测手段。虽然微生物生态学研究的进步是由技术进步所推动的，但微生物多样性的评价依然依赖于统计方法，如由 Anne Chao 设计的非参数丰富度估算法。

第 17 章针对当前关注的另一个问题进行了探讨，这个问题就是干扰，同时提

出了一个普遍现象：当可用方法较多时，选择适当的测量会变得困难。由于缺乏严谨的比较研究来探讨不同方法和指数，这一问题的难度显得更为突出。根据干扰的性质，在不同情况下所对应的最合适方法会有所不同，在这一章中推荐了几个方法，其中包括同时使用多个指标。经验的累积分布函数是一种新的方法，似乎有很大的优点。基于性状的指标也有潜在价值。Dornelas 等结论性地强调，需要更多的理论工作来深入了解干扰对生物多样性指数的影响，而不只是对物种丰富度的影响。

现在地球上几乎所有景观均被人类改造过。Steven L. Chown 和 Melodie A. McGeoch 在第 18 章阐述了生物多样性测定的目的是如何受这种改造影响的。经人类改造的景观，如农业生态系统的生物多样性评估利用了本书的方法。正如在其他场合所提到的，所采用的方法依赖于所关注的问题。然而，很明确地说明管理问题是有价值的。例如，评估一个被改造过的区域的生物多样性，这个区域可以是一个改良的生境，如灌木丛和单一种植区，或包含多种农业系统的土地，如常规农业和有机农业。在另一些情况下，管理人期望降低人为的影响和进行相反的人为改造。Chown 和 McGeoch 认为 $r \times c$ 矩阵是一种非常有用的工具，用于评估改变的景观，因为它们可以在不同的生物多样性水平上探索不同的模式，如基因、性状和物种。

量化生物多样性的丧失是生态学家和保护生物学家越来越关注的问题。这也是古生物学研究的中心问题。一些研究人员通过化石记录检验有关灭绝的理论，他们采用了类似那些保护生物学家所使用的方法。在第 19 章，Peter J. Wagner 和 S. Kathleen Lyons 总结了当前用于推断灭绝模式的古生物学方法。从利用地层范围信息的“传统”方法延伸到能利用地层范围内化石的确切分布信息的方法。正如 Wagner 和 Lyons 所指出的：化石记录提供了可以用来检验各种灭绝假说的数据。

Michael L. Rosenzweig 对关于物种-面积曲线和物种-时间曲线的研究有着深远的影响（Rosenzweig 1995）。在第 20 章，他联合 John Donoghue II、Yue M. Li 及 Chi Yuan 探讨了物种密度，特别是应用它来测定和比较受管理区或保护区背景下的物种密度。在这样的评价中，物种密度的吸引力是很清楚的。虽然，正如我们一直所强调的，不存在能满足所有需求的测量生物多样性的单一指标，许多业界人士希望能有一些富含信息并直观的理想指标，来满足政治家和（环保）政策制定者的需求。物种密度是这种理想指标的一个候选指标，但它又有一个显著的缺点：它不与面积呈线性关系。Rosenzweig 及其同事开发的物种密度估计方法考虑了物种-面积曲线的曲率，并强调其作为反映环境条件的指标的价值。

在本书结论性的第 21 章中，我们认为现在和将来这些生物多样性的测定方法会不断发展和更加成熟。针对具体问题，这些方法的细致和精炼化毫无疑问地将会受到欢迎。正如一棵树的健康成长需要定期修剪，测量生物多样性亦是如此。

在努力开发更多新方法的同时，生态学家需要投入更多的精力来剔除不合适的方法。最后，科学家具备对生物多样性进行全方位、多层面衡量的复杂能力，但他们的想法不应该与生物多样性保护这一社会和政策目标相背离。相对简单的测量方法会让我们更好地满足政策设计和评估的需求。

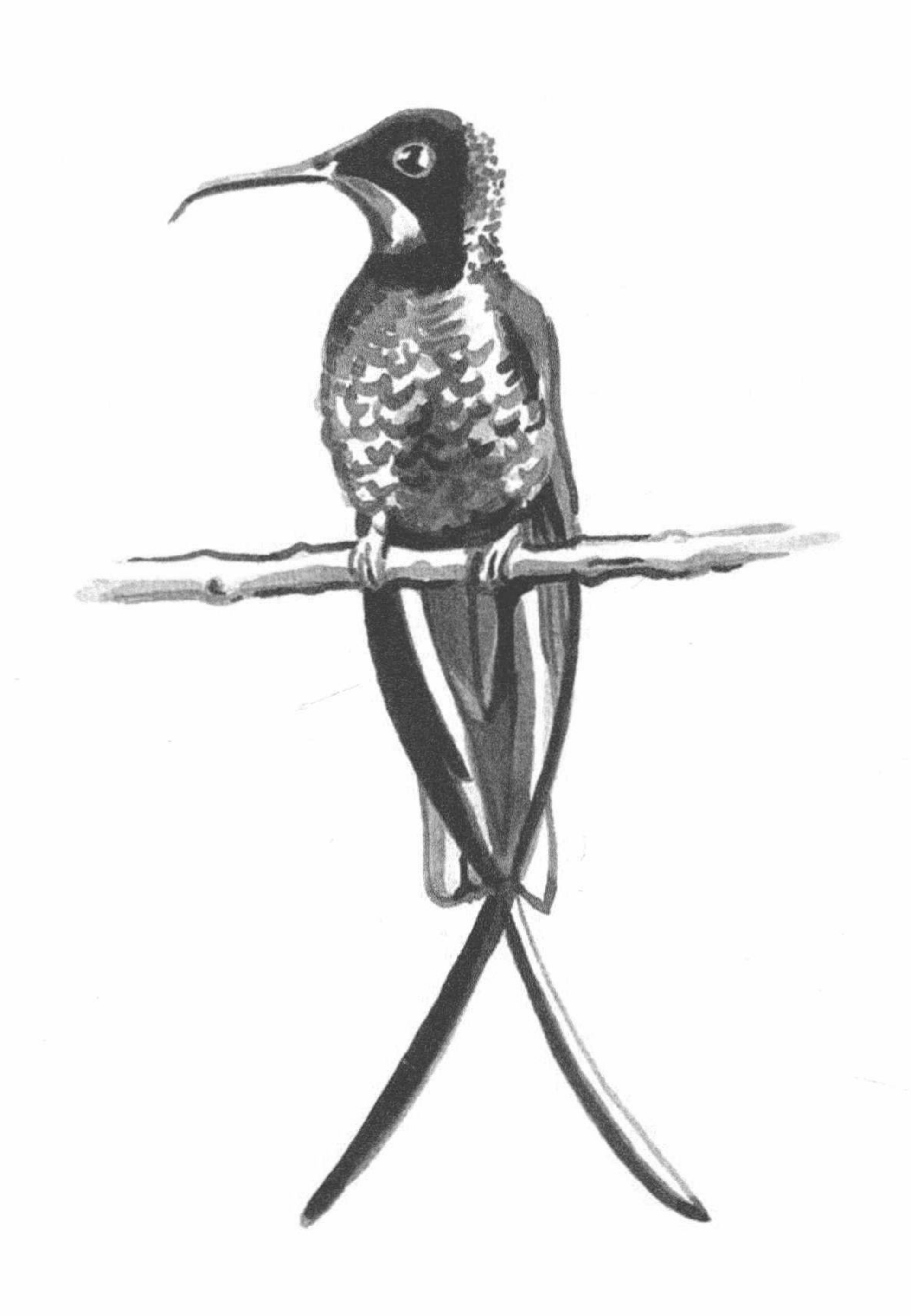
本书涵盖了广泛的有关生物多样性的测定方法，反映了生物多样性测量和评估的前沿动态。我们也意识到，在其他一些方面还没涉及或只是进行了简要的介绍。这些方面包括诸如人口趋势、生境范围、保护区现状、有害或入侵物种的影响、替代观测方法（如那些基于遥感的方法），以及与生态系统服务（如野生生物收获）等相关的内容。一本书不可能对所有议题均做出公正的评判，感兴趣的读者会发现，有越来越多的文献在研究这些问题。然而，我们关心的是本书所介绍的不同的和具有广泛应用性的多样性测量指数中的基础性问题。例如，当一个综合指标或整体指数仅与物种丰富度或物种密度的估计效果一样时，在得出可靠结论之前，需要在具体研究案例中说明采样方法和可检测性。正如我们开头所述，本书的重点是达尔文提出的“物种数量比例与种类”，我们希望能为“美丽的生物多样性”的测量和评估提供一份有价值的指南。

致谢

我们感谢对本书有贡献的同事和作者，Robert M. May 给我们写了序，Ian Sherman 和 Helen Eaton 在出版前对书稿进行了审阅。此外，我们十分感激 Amy Deacon 为本书画了蜂鸟的插图，Nichole Engelmann 和 Malissa Hubbard 编辑了本书的索引。我们还感谢美国国家生态分析和集成中心（NCEAS）资助一个关于物种多度分布的专题研讨会，这个研讨会让我们得以第一次会面，见到本书的许多作者，并就生物多样性的测量展开了讨论。Anne E. Magurran 感谢圣安德鲁斯大学（University of St Andrews）和爱丁堡皇家学会。Brian J. McGill 感谢亚利桑那大学（University of Arizona）自然资源与环境学院，以及他在那里的同事。

第一部分

测量的基本问题



第 2 章

物种多样性和多度调查中的采样问题

Scott A. Bonar, Jeffrey S. Fehmi, Norman Mercado-Silva

2.1 引言

奥本大学（Auburn University）的教授 Homer S. Swingle 是渔业研究管理的先驱。他关于湖泊和池塘里鱼类相互作用的研究，以及提高渔业产量的方法被全世界广泛采用，而他也因增加渔业产量而挽救了无数发展中国家人民的生命，并为众多垂钓爱好者提供了娱乐机会而广受称赞。美国总统等一些国家的领导人以及联合国纷纷向他寻求建议和帮助（Byrd 1973）。

Homer S. Swingle 的研究工作是开创性的，但是我们没有证据说明他在研究过程中使用了标准的采样程序。他的主要工作中并没有关于采样误差的报告（Swingle 1950，1952）。与此同时，和他同时代的研究者指出：他更倾向于采用普查而避免抽样调查，他的种群调查方法十分简单。他的实验方法表明，他是通过排水或使用杀鱼剂的方法采样，并计数所观察到的每一条鱼。如果成为他团队的一名成员，就意味着需要在阿拉巴马州的炎炎烈日下，花三天时间去拾起漂浮在水面的死鱼。不论是谁，参与那样的工作都是不幸的，多数都是新人去执行那样臭气熏天的工作。

即便普查能够提供最完整的信息，也很少有科研团队能够奢侈到那样的程度，通过去计数种群里的每个个体而估计种群的特征。简单说来，这种普查要么费用太高、太费时，要么就根本无法执行。因此大多数时候，我们不得不采用抽样的方法估计多样性或其他类似于多度的种群参数。例如，一位海洋学家不可能通过普查的方法调查加利福尼亚海湾的所有蛤蜊数量，他不得不以样方为样本，去估计总体。调查一个区域生物量的植物学家不可能称量每株植物的重量，他不得不通过测量一块样地去估计总体。一位野生生物学家也一样，他不可能通过计数国家公园里的每一只老鼠，去估计不同（老鼠）种类的相对密度，他需要通过在不

同地点捕获的老鼠样本来推测总体密度。

为了尽可能获得最有用的信息，生物学家必须了解基本的采样方法。接下来，我们将讨论这些方法，所有生物学家在估计多样性、多度和其他种群参数时都需要了解这些内容。考虑到这些问题后，种群抽样调查虽然不是完美的，但可以提供反映真实种群的最具代表性的样本。

2.2 研究现状

良好的植物或动物群落采样都有同样要注意的方法要点，在接下来的章节，我们将会针对每一位采样者在采样前都需要了解的问题进行讨论。

2.2.1 设定采样目的

清晰的研究目的对于好的调查来说至关重要，目的是回答调查所针对的基本问题。完成这项调查需要什么？调查数据将被怎样利用？如果采样设计或者技术过于混乱、复杂，明确调查目的可以帮助理清到底什么才是这项调查所必需的，偏离调查目的会导致采样获得的信息对我们想要回答的问题没有太大的价值。

明确调查目的可以帮助我们改善研究设计。例如，“评估布兰登（Brandon）化工厂的排水对淡水蛤蜊的影响”是一个含糊的调查目的。较为准确的调查目的可表述为“评估布兰登化工厂对淡水蛤蜊多度、生长和物种多样性的影响”。提出尽可能清晰的目的，有助于研究者设计出能够满足要求的调查方案。

我们对植物和动物进行采样的目的通常有如下几种：估计物种保护现状、人类活动对群落的潜在影响，或者是最常见的——比较一个样地在适应性管理下的变化趋势。

毫无疑问，当我们对生物多样性和多度采样时，我们还需要考虑许多其他的问题，以便更加清晰地说明我们的研究目的。

2.2.2 重要的合作伙伴：统计学家

就像一个商业团队需要好的律师和会计的服务一样，一个生物学家需要一个好的统计学家。研究前去图书馆把所有关于采样技术的书都拿出翻一翻，找一找这项研究需要什么样的采样方法。这样做的确可以帮助生物学家获得完成一个简单调查所需的采样技术的背景知识。但是咨询一个好的统计学家无疑会极大地改善采样设计。找到一个好的统计学家就像是找到一个好的工匠。最好的统计学家总是忙得不可开交，所以生物学家必须有足够的耐心等待他们加入。

统计学家可以把你的研究从失败的泥沼中拉出来，并且帮助你用最低的开销

获得最多的有用信息。那么，什么样的人才是生物学家最好的统计学伙伴？就是那些除具有扎实的统计学背景之外，还具有生物学研究经验的人。美国西北大学（Northwestern University）太平洋分校有一位极具天赋的统计学家，他有着扎实的统计学基础，还是一位大麻哈鱼商人和活跃的野外项目参与者。在他的帮助下，生物学家可以设计出一个满足统计学要求、具有可操作性且符合逻辑的研究方案。

2.2.3 采集什么物种

当对植物或动物的多样性或是多度进行取样时，一个必须要做的决定就是到底采集什么物种。在最近的一次美国生态学会大会上，获普利策奖（Pulitzer Prize）的 E. O. Wilson 说，研究一个树桩上的生物可以用尽一个人一生的时间，那上面有上千种生物，从细菌到在上面筑巢的哺乳动物，生物多样性高得惊人。事实上，在任何地方都有非常多的不同的生物物种，那么生物学家到底该采集哪些物种呢？

研究目的可以指导我们选定物种和采用相应的研究方法。非常明显的是，有些物种得到了比其他物种多得多的关注。例如，在植物中，采样可能主要针对那些能为野生生物提供丰富食物和生境的植物，或影响我们所关注的植物的入侵植物，或者受保护、关注的植物种类。而那些与研究目的不相关或影响较小的物种往往会被忽略掉。对于动物来说，处于特别保护下的物种仍然是许多研究开展的主要驱动力，这些物种包括受到威胁或是处于濒危状态的物种。其他一些物种作为生态指示种而被监测，如水质变化条件下的襀翅目（石蝇）或摇蚊科（摇蚊）的幼虫。那些作为关键物种驱动着一个群落的动态变化的，如占湖泊群落绝大部分生物量的食鱼动物和食昆虫动物，也因其重要性而被采样监测。

除必须考虑采样物种外，生活史阶段和个体大小也是重要的考虑因素。对于植物而言，相对大型的多年生植物远比较小的生命周期短的植物容易采集到（植物个体大小带来的问题会在后面进行讨论）（见第 3 章）。而对动物而言，采样者需要有足够大的采样面积，以覆盖处于不同生命周期的目的物种（估计多度时），或是覆盖所有的物种（估计多样性时）。这可能会需要不同的采样技术以采集到每个生活史阶段的个体，或是需要在不同季节或一天中的不同时间进行采样。例如，在太平洋西北部的河流监测强壮红点鲑（*Salvelinus confluentus*，也称为公牛斑鲑）时，由于幼体通常在夜晚靠近水体的基质，样品采集也应在那附近开展（Bonar et al. 1997）。针对具有大范围栖息地的动物的采样设计和方法，明显会不同于那些固着动物或是活动能力较弱的动物。采样个体的大小也会显著影响采样策略，例如，抽样调查一片美洲杉树林，比调查一片旱燕麦地

需要更大的区域。

2.2.4 去哪里采样

如果一个生物学家想要了解关于一个群落或者是种群的基本信息，那么他（她）应该去哪里采样呢？乍一看，这个问题好像很简单，但其实相当复杂。接下来就是帮助这位生物学家选择采样地的一些建议。

目标总体（target population）就是感兴趣的种群或者生态资源，例如，它可以是华盛顿圣胡安岛（San Juan Island）海岸的所有海胆，凯巴布（Kaibab）高原上的长耳鹿，或是西伯利亚东北海岸的苔原植物群落。抽样范围是对目标总体的物理描述，代表了应该采集什么样本，以及在哪里采集样本。就上述例子而言，抽样范围可能是从圣胡安岛海岸到高潮线下 20m 的沿岸带，凯巴布高原，或是分布在拉普帖夫海（Laptev Sea）和楚科特海（Chukote Sea）的山地森林及低地苔原。

采样范围需要尽可能地反映目标总体的状况。例如，一位生物学家的研究目的是调查每一种大型水生植物（维管植物）对新西兰淘坡湖（Lake Taupo）大型水生植物总生物量的贡献。由于大多数的大型水生植物都生长在水深小于 15m 的地方，从沿岸带延伸至水深 15m 的采样框就足以包括整个群落。但是，如果采样框仅仅包括了深度小于 1m 的地方，就不可能完整地收集目标总体的情况，并且极可能会高估浅岸挺水植物在整个群落中的生物量，因此也就无法达到研究目的。

有些时候采样范围是非常明显的，其地域边界通常是根据管辖区或者是项目基金界定的，如巨人柱国家公园（Saguaro National Park）、波西（Posey）、印第安纳、巴巴多斯（Barbados）岛，或者是新的细分区域。

某些情况下确定采样范围是非常困难的，例如，在估计美国华盛顿州附近的太平洋里首长黄道蟹（*Cancer magister*，俗称为邓杰内斯蟹）的密度时，三个边界比较好确定：南面是俄勒冈州边界的哥伦比亚河，北面处在美国与加拿大交界的胡安·德·富卡海峡（Strait of Juan de Fuca）的中间，东面是华盛顿海岸的吃水线。但是，定义采样范围的西边界就不那么明确了，到底需要延伸到离海岸线多远的地方呢？首长黄道蟹并没有在最深的深沟中被发现，随着深度增加，其密度也随之下降。去深海采集首长黄道蟹并不比在荒无人烟之地调查人类种群特征好到哪里去。因此，利用首长黄道蟹的生物学特征（在超过 180m 深度的地方几乎没有被发现），采样范围的深度限制可以被确定。

采样范围的选择也可能受采样装置的有效使用范围所限制，即使目标生物也会出现在采样范围之外。例如，采集淡水鱼样本的常用方法是电击捕鱼法，电击捕鱼的采样范围只包括不超过 3m 水深的地方。采用这种方法，在更深水域捕到

鱼的机会就很小了。通常情况下，这样的采样范围设计不能反映整个群落的多样性或多度，但是可以提供给类似的工作一个重要指示。

由于在不同的研究中采样范围变化很大，在任何研究或者出版物中，采样范围的设计都必须被明确地定义和报告。这对那些并不熟悉这类研究且无法假设采样范围的研究人员来说极其重要。

2.2.5　偏差、误差和精度

曾有一位生物学家，他因为不知道采样程序的基础知识，浪费了 2 年的工作时间和 4 年的研究生涯，同时还花费了项目赞助者的大量经费。他的目的是研究浅水区鱼类种群如何响应水生植物群落的减少。他记录了水生植物被移除的前两年及后两年所有鱼类的多度数据。水生植物被移除的前两年，鱼类已由其他人在春季通过电击法捕获。由于这位生物学家在春季有其他的工作，因此他决定在秋季采用电击法收集。非常不幸，这位研究者不知道他已经犯了一个致命的错误。在春季和秋季，沿岸带生存的鱼类在种类和大小上有差别。在实验处理前每个春季捕获的样本没有办法和处理后秋季捕获的样本作比较，因为根本就没有办法消除植物和季节变化对栖息于沿岸带的鱼类的影响。这位研究者完全没有考虑到实验的偏差。而偏差、精度、采样误差和准确性都是采样者必须熟悉的。

采样偏差、精度、采样误差和准确性都与实验设计中的基本问题息息相关：样本是如何估计目标总体的参数的？准确性是观测值和参考值的接近程度(Locke 1994)，是样本的偏差和采样误差的函数。人们常常混淆偏差和采样误差，但其实它们是不同的。

如果一个样本是有偏差的，那么它就不能代表采样地的目标总体。偏差可以被分为测量偏差和采样偏差。测量偏差是由测量时的不当操作产生的。有时，研究人员在采集蜥蜴样本，但是并没有正确设置陷阱，最终导致蜥蜴的多度被低估了；有时，未经正规训练的采样人员只记录某一小部分调查区域的鸟，使得研究偏向在那个区域发现的鸟；有时，鱼类采样从 5mm 的长度开始测量，而不是 0mm，导致鱼的体长被高估。这些都是测量偏差，可以通过聘用训练有素的采样人员，并且正确使用校准过的设备来减小。当样本没有包括调查区域目标种群所有组成时，采样偏差便出现了。换句话说，所用的采样方法没有平等对待所有的个体。每种采样技术都有自身的采样偏差，会影响对动物多样性和多度的估计（Willis & Murphy 1996；Krebs 1999；Southwood & Henderson 2000）。

为了准确估计动物多样性和多度数值的精度，我们需要了解采样方法本身

的偏差。采样有时会对生物个体大小存在偏向性。例如，用于估计鱼类多样性和多度的渔网，其网孔可能不够小，以至于非常小的鱼可以穿过并逃脱捕捞。因此我们可以明确，这样的渔网会更倾向于捕捉到大个体的鱼，使大个体鱼的观测比例高于其在种群内的真实比例，同时样本中鱼的平均体长就会比总体的真实长度要大。使用其他的方法或更小的网径或许可以高效地捕捉到小个体的鱼，但是它们也有自己的局限性（Lyons 1986；Mercado-Silva & Escandon-Sandoval 2008； Rabeni et al. 2009）。采样有时也会倾向于采集到特定的物种。拖网会更高效地捕获成群游动的胡瓜鱼，但是生活在湖底的大嘴鲈（*Micropterus salmoides*）就难以捕获了，因此，拖网是倾向于捕获到胡瓜鱼的设备。根据物种的不同，采样偏差要么很难估计，要么根本无法估计，有的还会为基于物种比例的多样性计算带来其他问题（如 Shannon 指数或 Simpson 多样性指数）。那些更容易被捕获的物种很大程度上会过度测量而影响最终的指标值（更多的讨论见第 3 章）。

由于每种采样方法都明显地对部分植物物种存在倾向性，在对植物进行采样时，与个体大小和种类有关的偏差也是存在的。大多数情况下，相较于小的个体，如生命周期短的植株或是幼体植株，大的并且个体数量多的植物更容易被观测到。由于植物生活史早期都非常小，比起成体植株，那些重要的幼体植株的观测往往问题重重。后面我们会讨论植物大小差异带来的问题，我们可以通过改变样方大小的方式来解决。

偏差会导致样本与真实总体难以比较，但还是存在方法来降低偏差，如确保研究团队成员训练有素，同时保证研究者熟悉针对特定设备的误差定量方法。

如果偏差没有时间（趋势调查）或者空间（状态调查）异质性，采样数据就可以用来比较或是追踪趋势。拖网可以被作为采样工具监测湖泊鱼类种群趋势，在相同的情况下，比起大个体的鱼，更少的小鱼被捕捞，这两类鱼的多度都可能随着时间而增大或者减小。但是，如果一个生物研究人员在某个月使用刺网捕鱼，在下一个月使用电击捕鱼来监测鱼类变化趋势，这时两类采样工具的偏差就是不同的，所获得的样本也是不可比较的，研究者自然就无法判断数据中的趋势到底是来源于真实的种群变化，还是采样工具的偏差。同样，如果在不同类型的栖息地和不同季节用拖网采样，由于鱼类的行为变异，研究者将无法分辨捕获率的差异到底是由不同的栖息地类型导致的，还是时间差异导致的。这就是上面例子中的那位生物学家所犯的错误，电击捕鱼法在春季和秋季的偏差是不一样的。

如果采样目的是收集多样化的样本，那么将各种方法组合起来可以尽可能减小不同采样设备的误差。遇到如下采样情况时，我们应该试试上述方法：①不同栖息地的物种；②行为不同的物种；③处于不同生活史阶段的特定大小和行为模

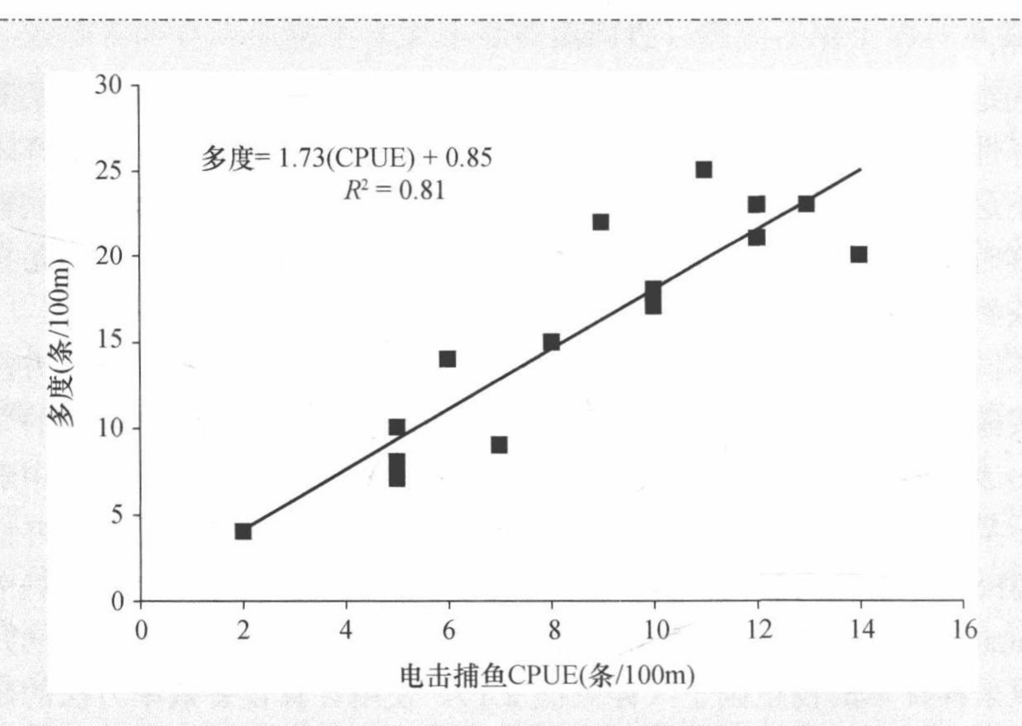
式的物种。

所选定的采样方法需要覆盖一个生态系统中所有可能的生境。虽然致死方法极具破坏性，如在鱼类采样中使用毒药和炸药，但为了采集到充足的样本，在一些情况下这可能是唯一的选择。同样，即便是这些方法也可能会在捕获群落中的特定类群时失败（例如，鱼卵对杀鱼剂有耐受性，虽然鱼死光了，但是鱼卵并没有被捕获到）。

在不同情况下，校正采样偏差的最好方法或许就是利用重采样的方法，同时通过预实验去校准设备，以估计采样设备在不同条件下针对研究对象的采样效率（Peterson & Paukert 2009；第 3 章）。在重采样中，从研究的所有样本中随机选择的样本子集被采样两次。一旦使用这种采样方法，接下来采用无偏种群估计，诸如针对物种丰富度或多度（Williams et al. 2002），或物种检测的占居估计（MacKenzie et al. 2002）。随后，采用真实的总体估计参数对样本进行回归，建立针对非重采样样本的校正因子（详见框 2.1）。使用计算设备效率方法的研究比重采样方法更加费时费力。这是由于这种方法依赖标记重捕或是去除法（本身也具有偏差）进行多度估计，在调查之前需要单独开展一项测试以得到设备采样效率。设备效率依赖于诸如躲避行为、个体大小、集群模式和栖息地复杂程度等物种的特性。在设备效率研究的辅助下，我们可以研究物种真实的稀有程度。有些采样技术针对特殊物种的采样效率是十分低下的，导致我们所得到的物种多度低于其真实多度（Lyons 1986；Bayley & Herendeen 2000；Longino et al. 2002；第 3 章）。如果没有计算采样设备的效率，有时可基于预实验或是从文献得到的设备效率下限值。在监测太平洋西北河流中的强壮红点鲑（*S. confluentus*）时，Bonar 等（1997）假设浮潜检测效率下限为 25%。这一设备效率被用于计算样本大小。当强壮红点鲑出现在河道中的密度低于 0.15 条/100m 时，我们需要知道样本大小来检测强壮红点鲑。即便是没有对偏差进行校正，了解所使用的采样方法的局限，并且开发不同采样方法之间的校正因子也是相当重要的。上述技术应该用于计算方法误差，从而保证数据的合理性。

框 2.1　示例：校正偏差和估计精度

为了调查一条河中小口黑鲈（*Micropterus dolomieu*）的多度，采用背式电击捕鱼器在 50 个散布的采样点捕鱼。为了校正采样偏差，对随机选择的 15 个采样点进行了重采样。在重采样的每个采样点中，单位捕捞努力量渔获量（CPUE）和种群多度的无偏估计值（标记重捕法）被估算出来了。然后将种群多度回归到 CPUE 上以计算对每个样本校正的系数。



50个样本的采样结果都用上述回归方程计算出估计多度。那么对小口黑鲈多度的估计到底有多精确呢？我们可以依据很多统计学教材，或者电脑软件里面的方法，计算50个采样点的平均多度和多度的标准偏差。请注意，还有一部分变异在将CPUE转换为多度估计值时并没有被解释。开发针对每个采样设备的专一性数据校准模型，或者定量生境复杂度和其他因子的影响，都可能解释更多的变异。

对于一个估计而言，采样误差与精度互为对立面。不同于采样偏差，采样误差比较容易测定，经常以变异性、标准差、标准误或是其他描述数据离散程度等的指标的形式被报道。例如，现在需要估计一个湖泊中鱼的密度。通过拖网在一定体积的水中进行采样以捕获鱼类。鱼都在湖中呈均匀分布时，6次连续的拖网采样分别捕获5条、6条、4条、5条、6条、3条鱼，平均每次捕获4.8条。这时研究人员对拖网能够捕获的鱼类种群样本的真实平均值接近4.8是很有信心的（在排除任何偏差的情况下）。采样的误差低（0.48），因此采样是精确的。如果鱼在湖水中成群分布时，6次连续拖网采样或许会分别捕获到2条、11条、0条、14条、0条和2条鱼。第二组数据明显更加分散，有更大的采样误差（误差为2.48）。对平均值的估计（4.8）就不精确了，以致研究者对用他们数据的均值代表真实总体的均值不太自信，同时也不再假设这里没有偏差了。

一种展示精度和偏差的方法是利用靶板（图2.1）。靶心是总体参数的真实值。图2.1中最左侧的靶子上，一群样本聚集在靶心的右侧，这样的数据是精确的，但有偏差；第二个靶子上，散布在靶心右侧的样本值显示，样本数据既不精确，

又有偏差；第三个靶子上的数据点散布在靶心的周围，此时数据不精确，但是无偏差；最右侧的第四个靶子上，所有的样本点都聚集在靶心附近，显示出数据既精确，又具有无偏性。

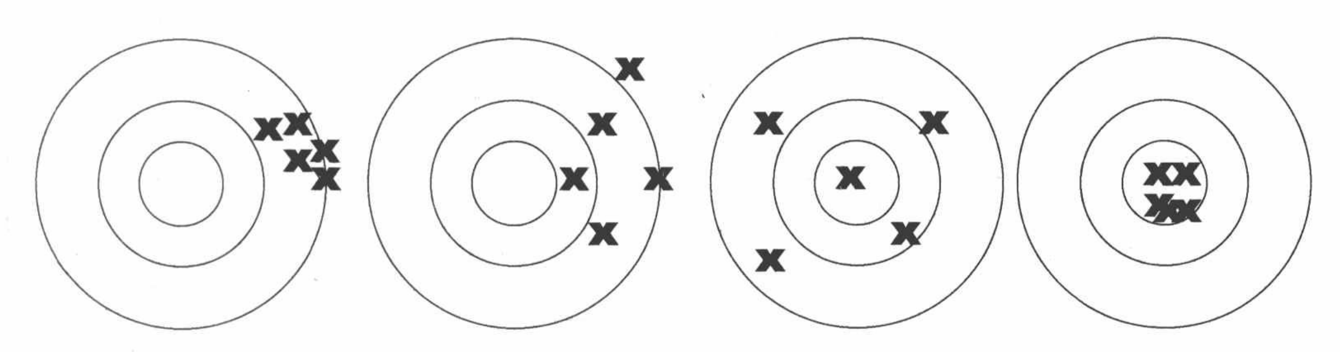


图 2.1　偏差和精度的图形表示（靶心代表调查总体的真实值）。最左侧的靶子显示样本数据是精确的，但有偏差；第二个靶子显示样本数据既不精确，又有偏差；第三个靶子显示样本数据不精确，但是无偏差；最右侧的靶子显示样本数据既精确，又无偏差。

现在我们明确了我们的研究目的，采集何种物种，在哪里采集，以及一些会影响调查的因素，如偏差和精度。接下来我们要讨论如何采样，采多大的样本量。

2.2.6　如何采样

网采、样方法、陷阱法、听音识鸟法、拖网采样法等方法中，我们具体应该采用何种方法定量动物或植物种群？接下来我们就选择工具、样地和采样时间等进行讨论，通常情况下前人的研究（如 Bonar et al. 2009b）可以帮助我们针对感兴趣的物种选择合适的方法。

最小的采样面积单元称为采样单元。针对动物的调查，采样单元可以是一个陷阱，观察鸟类的断面，或是可以捕获所有青蛙的岸线。对于植物来说，采样单元可以是一块样方。从采样范围内所有采样单元中选择的一部分用于代表整个感兴趣的区域，采样范围中的采样单元是被随机抽取的，即每个采样单元被抽选的机会相同。样本可以系统地分配，即从一个随机点开始后每隔 n 个采样单元后采集一个样本。一些选择样本的随机方法优于其他方法，如果个体分布与待研究的特征之间是相互独立的，那么系统分配法与随机采样是相同的。一些书籍已经描述了不同的采样方法，如随机抽样、分层随机抽样、系统抽样、自适应抽样和分组抽样（Cochran 1977；Williams et al. 2002；Thompson 2004；Scheaffer et al. 2006；Bonar et al. 2009b）。

研究人员必须仔细选择采样方法，尽可能降低采样个体对种群和栖息地评估的影响。幽默的 Don Novel 给美国航空航天局（NASA）写了一封有趣的信，以嘲笑后者在 20 世纪 70 年代燃烧火星土壤并检测碳残留的做法，信中写道：“你

们的结果并不代表火星上有生命——仅意味着火星上过去有生命——并且你们杀死了它！”在过去，用破坏性的方法采样是十分常见的，如使用杀鱼剂研究各种生态系统中的鱼类。今天那些方法已经不再被提倡了，虽然有时出于管理需要，仍然在使用那些方法（Bettoli & Maceina 1996）。但是在使用这些破坏生境（用拖网采集鱼和底栖动物，Freese et al. 1999）、改变动物行为或是伤害动物（刺网，Murphy & Willis 1996）的采样技术之前，研究者必须经过深思熟虑。针对特定的一些物种，尤其是那些易于鉴定的物种，仅仅通过观测而不需采集个体的技术也能很好地估计多样性和多度。有时为了获得必要的数据，采集少量个体也是必需的。

在调查之前开展的小型研究，即预调查，对于大多数调查都是必不可少的环节。它们可用于确定物种的存在、现存生物的数量规模，以及样本大小计算中样本方差估计的异质性。例如，在对强壮红点鲑（*S. confluentus*）的调查中，Bonar 等（1997）建议在投入大量时间和资源开展设计上需要大量统计的研究之前，非正式的预实验可以用来检查物种的出现情况，可为可靠的研究设计提供有用的信息。Bonar 利用预实验计算了估计大型水生植物生物量所需的样本量。

对于动物而言，其移动能力或许就是影响采样方式最重要的因素。主动采样方法经常被用于调查附着生物或移动能力差的生物。虽然主动采样方法也可以用于捕获移动的动物，但具有较强运动能力的动物就可以躲避捕获。被动捕获的方法（诱捕）、陷阱、观测（直接观测，距离依赖性采样）或基于动物信号（食物残留、痕迹和抓痕），在观测能够移动的生物时更加合适。Bonar 等（2009b）、Murphy 和 Willis（1996）及 Krausman（2002）提出了许多采集鱼类和野生生物种群信息的采样方法。其他的参考资料如 Hauer 和 Resh（2006）及 Sørensen 等（2002）对无脊椎动物种群采样方法的讨论。

对植物而言，样方是常用的采样单元。研究人员必须选择合适的样方形状和样方大小。正方形、矩形、圆形及断面都被用于采集样本的多样性。由于线或带子在采样边界点之间比较好拉开，正方形和矩形是在野外条件下最便利的样方形状。狭长的矩形样方可以覆盖更多的生境斑块，因此也被广泛使用，但是其观测结果依赖于样方的长度和生境的均质性。圆形样方在植物调查中是比较难操作的。针对树木采样时，对树和灌木而言，采样者受限于高度，在树林和灌木中绳索很难拉出一个圆来。因此大的样方可以覆盖更多的景观类型和植物之间的关系，但是会丢失一部分细节信息。这可以通过结合不同尺度采样方法的巢式样方设计来进行校正（图 2.2），其中包括 Whittaker 样方（Shimida 1984）或者是改进的 Whittaker 样方（Stohlgren 2007）。更多关于确定样方大小和样方数量的讨论请见下一节（2.2.7 部分）。用于植物采样的不同方法可参考 Stohlgren（2007）、Bonham（1989）和 Elzinga 等（1998）。

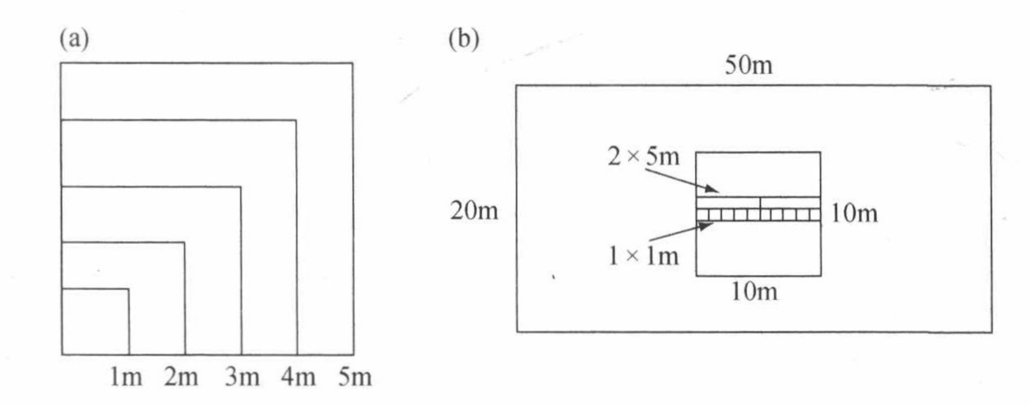


图 2.2　两种常见的巢式样方设计。（a）预实验中常用几何方式处理样方大小；（b）比较常用的 Whittaker 样方（Shimida 1984），调整过的 Whittaker 样方也常被使用（Stohlgren 2007）。

寻找稀有或不易见到的物种尤其需要特殊的采样设计（Thompson 2004）。对稀有植物进行采样，可采用二步采样方法（如 Elzinga et al. 1998）。在进行二步法采样时，研究者利用行走、驱车或遥感的方式进行观测，直到发现稀有物种的群丛后，就在那片区域内进行采样。动物和植物的适应性采样方法是相似的。生物学家在之前已经发现，可以在目标物种的附近区域进行采样。为了采集到稀有植物，Poon 和 Margules（2004）建议依据环境指标对采样区进行分层，标注出目标稀有物种所在的层。新一轮搜索就在本地或其他地区的类似环境中开展。

2.2.7　定量采集到的样本

样本采集完之后，研究人员应该检测哪些指标以定量多度和多样性呢？由于多样性有赖于不同物种的相对多度和各个物种的稀有程度，测量多度是十分重要的。测量多度有多种指标，如个体数、重量、生存面积或其出现与未出现，具体如何选取依据研究目的而定。

测定植物的多度往往比测定动物要复杂，这是由于在不同环境条件下，植物生长具有很大的可塑性，而且它们通常兼具有性生殖和无性生殖能力。而动物的移动，不同生活史阶段、大小和个体发育变异是其多度测定的主要难点。常见的多度指标有密度、生物量和覆盖度，它们可以用于计算多种多样性指数，包括 Simpson 指数和 Shannon 指数（Stohlgren 2007）。

密度是单位面积下每个物种的个体数，可在每个样方内对生物个体计数。对于动物来说，直接计数几乎是不可能的，因此单位捕捞努力量渔获量（catch per unit effort，CPUE）法、标记重捕（mark-recapture）法、去除法（removal technique）或距离采样法（distance sampling）等被用于估计一个地方的动物密度（Murphy & Willis 1996；Buckland et al. 2001；Krausman 2002；Bonar et al. 2009b）。有时在一片调查区内，动物的多度太高了（如浮游动物）（Karjalainen et al. 1996），所以用子样

本的密度或用生物量进行估计会更加方便（如浮游动物、海洋鱼类）（Ware & Thomson 2005）。部分植物（草坪、树枝繁茂的灌木和无性繁殖的树木）不适合用测定密度的方法，因为确定哪些植株是独立个体十分烦琐和耗时。在没有把根挖出以检查植株之间的联系的前提下，我们无法确定哪些才是独立个体。这类植物在研究区域内增多时，这个问题会愈发严重。尽管每种情况都有其独特性，但以下规定有助于在不确定条件下采集数据：具有已知克隆繁殖的个体之间必须大于一个固定距离，其才能被视为个体（例如，对于一群草来说，分离超过 10cm）。

另一种看起来不错但并不是太有用的方法就是收集有或无的频率数据，即“出现”和“未出现”数据，然后转化为密度。虽然这种方法已在野外试验中成功运用于植物的研究（Bonham 1989），但它是基于个体在空间随机分布的假设。然而，对于植物而言，样方大小接近或超过研究对象大小时，密度数据多以频次数据类型进行收集，但增加了数据分析的复杂性。由于植物形态的可塑性，确定一株植物是否存在于某个样方内有时比较困难。一个常用的规则是：一株植物基部面积一半以上所在的样方，即为这株植物所归属的样方。

在针对植物和固着动物的研究中经常使用覆盖度这一参数，如珊瑚（Gardner et al. 2003）和海绵（Lauer & Spacie 2004）。同样，由于植物生长的可塑性，估计覆盖度也问题重重，不过由于不用计数个体，使用这一指标可以克服收集密度数据带来的难题，同时使数据收集或多或少地更加独立于时间和空间。覆盖度在许多研究中都已经得到使用，但由于不同研究之间采样程序上细微的差异导致数据上很大的差异，从而使得不同研究之间的可比性较差。除此之外，许多植物采样覆盖度估计仅仅针对表层，忽略了表层之下的植物，从而不同植物在不同的观测时期有不同权重比例。在一些系统中，如上面所述，不同季节的优势植物是相对固定的，然而其他系统中优势种每一周的变化都十分显著，使得多样性更多地依赖于时间而不是其他重要影响因素的变化。

一个简单的补救方法就是独立观测每个物种的覆盖度，不过需要对每一层都进行估计，必然需要花费更多时间，同时也无法使用遥感和拍照技术。遥感技术为生物多样性研究提供了很有价值的信息，这项技术可以鉴定植物群属（alliance），但仅限于一些物候（phenology）习性独特且个体较大的植物种类和入侵种，其他种类通常很难鉴别（Gillespie et al. 2008）。遥感技术还可以辅助实现样方的分层设计，推测采样路线并确定采样范围和粒度（grain）。

直接测量生物量是比较直接的调查方法，但由于研究问题的不同，有时十分简单，有时也会十分复杂。每个采样单元中的个体都被称重（干重或湿重，视具体研究而定）求和；对采样单元的子样本中的个体进行称重，再用计算得到的平均值乘以这个样方内的个体数，或者是所有的个体都放在一起，直接测定总生物量。植物称重有时十分耗时，需要收割、分拣、装袋、烘干和称重五个步骤。

在同种动物具有相似形态时，不同的多度指标可以利用回归或其他方法转换。而植物的形态可塑性强（成熟个体大小呈数量级的差异），这又给转换带来了很多问题。但在少数情况下，不同植株足够相似以致覆盖度和生物量相关，只有充分了解采样情况，结合采样数据，才可以明确不同指标之间的转换是否合适。

2.2.8　什么时候开展采样

动物群落的多样性和多度受很多因素影响，包括季节、一天中的采样时间、特定类群的繁殖期。在考虑到动物迁徙行为的前提下，采样时间应该选在最容易捕到尽可能多的物种的季节。同样，设计具体的采样细节时，不同物种的昼夜行为也是需要重点考虑的因素。整个群落通常在一天中某个特定的时间最容易被检测到。我们应该在这些时间段采样，从而使采集到的物种丰富度最大化。

对于植物而言，采样时间的选择也十分重要。每一个生长季节，植物出现的范围、密度、分布及植株大小都不同。它们可以在短时间内占领一个区域，或是在一个区域内消失。即使在同一生长季节内，多年生植物也在不断地兴衰更替，这种现象在那些一年生植物和杂草型的多年生植物的生活史循环中更加常见。

在草本植物区，即便植物种群之间的多度大体稳定，群落中优势种群随着季节变化而更替也是很常见的。在沙漠中，植物的种子能休眠多年，等待适宜生长条件的出现。对如何选择采样时间进行一次结论性的陈述是不可能的，但我们可以根据年内和年间变化情况，以及这些变化情况与我们想要研究的问题的关系来确定采样时间。

2.2.9　样本量

采样误差依赖于两个量：①采样范围中采样单元的异质性；②样本的数量（Groves 1989）。因此，为了使参数估计达到一定的可信度，样本之间的变异越大，需要的样本数量越大。不仅如此，样本量变大也会增加采集到稀有物种的机会，因此多采集一些小样本通常比采集少数几个大样本要好。

最准确的多样性和多度估计值产生于对一个系统长期的密集采样。一些经验丰富的分类学家可以推测哪些物种可能会在他们的样品中出现，采用深度采样的研究方法，他们可以调查出样品中不同物种随时间的变化（Longino et al. 2002）。多数情况下，多样性或多度的调查经常受限于采样时间长度和采样的空间尺度，我们需要更加高效的采样技术，在小样本量情况下也可以提供准确的参数估计。

依赖于研究目的，我们使用不同的方式采集足够大的样本量。有时样本量是基于以往的研究而确定的。例如，对于植物而言，不论样方多大，至少得有 5 个

采样单元以准确估计采样区域的变异（Stohlgren 2007，推荐为 7 个样本）。在其他的研究中，样本量的确定是基于估计量的可接受误差、从预实验获得的待估计参数的变异性及以往的研究，甚至还可以基于经验猜想。采样费用也是需要考虑的重要因素。如果要达到 99%的置信区间需要 100 000 个样本，那么研究者可能会退而求其次，在不影响研究效果的前提下，采集 30～100 个样本，达到 95%、90%或 80%的置信区间。查阅文献也可提供有用的综合信息，包括如何分配样本，计算总体均值、总量的样本大小，以及不同调查方案的采样比例，包括随机采样、分层采样、聚类采样和系统采样等采样方法所需的信息（Bonham 1989；Elzinga et al. 1998；Magurran 2004；Bonar et al. 2009b）。

计算机技术和数学方法的发展导致对变化趋势的监测设计的极大改进，使得生物研究者在依据最初样本信息的前提下，通过调整样本在时间和空间上的分布，使实验设计功效最大（King et al. 1981；Gibbs et al. 1998；Urquhart et al. 1998；Urquhart & Kincaid 1999；Larsen et al. 2001，2004）。诸如 MONITOR（Gibbs 1995）和 TRENDS（Gerrodette 1993）这样的软件可以帮助生物学研究者合理分配样本，最大化其监测趋势的能力。

用于估计采样量的物种累积曲线在多样性监测的采样中越来越常见了。样方大小或样方数量和物种数分别位于 x 轴和 y 轴上（图 2.3）。增加样本数量或是增

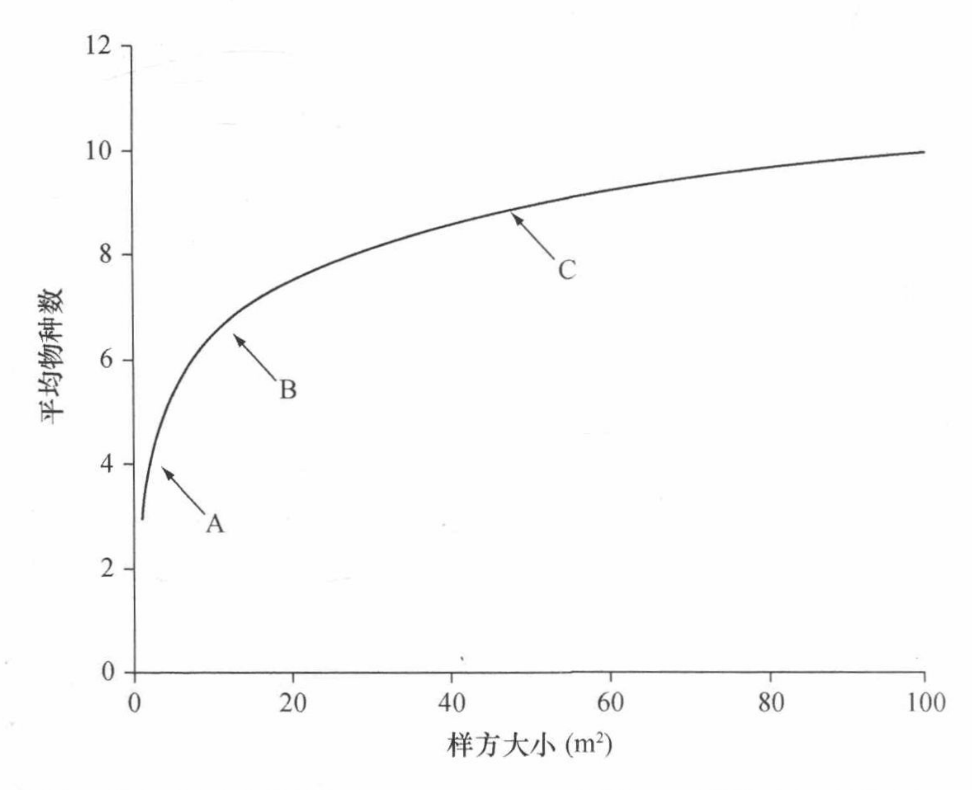


图 2.3 2007 年在美国亚利桑那州的索诺兰沙漠，使用巢式矩形样方开展的多年生植物多样性调查的例子。如果样方面积从 $1m^2$ 增加到 $10m^2$（点 A），样方中的物种数会增加两倍。一旦样方面积增加到 $20m^2$（点 B），即便样方面积加倍，也只会多采集到一个物种。随着样方逐渐变大（点 C），物种数只在稀有种被观测到后缓慢增加。总之，有效的样方面积就是 $20m^2$。

加采样面积在曲线的初始阶段会明显增加被采集到的物种数（点 A），但是当样本数增加一定量之后，曲线将逐渐趋于平缓，更大的样本量不一定会使更多的物种被发现（点 B）。如图 2.3 所示，在一个特定的点上出现最佳大小或最佳的样本量，即曲线增势开始放缓的地方（点 C）。巢式样地的物种累积曲线涉及不同尺度时会更加复杂（图 2.4）。

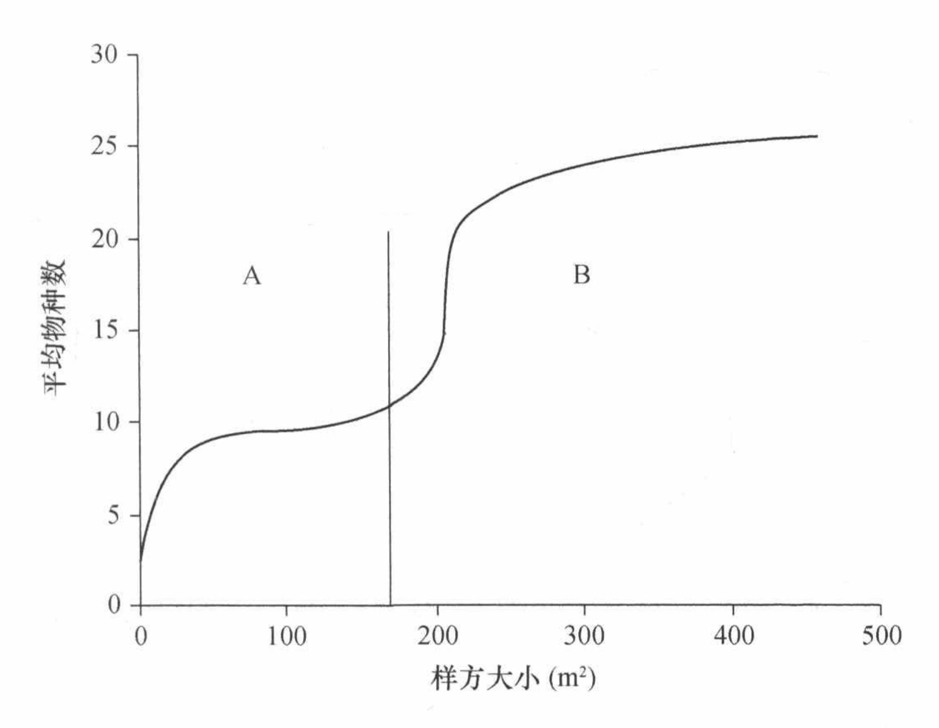


图 2.4　巢式采样的理论物种-面积曲线。A 段和一般的物种-面积曲线相似，随着采样面积变大，所有的常见种都被采集到，曲线后段渐渐平缓，只有极个别稀有种被采集到。当曲线进入 B 段，样方扩大到与现在生物组成不同的生境中去了。如果是在亚利桑那州的索诺兰沙漠，就可能是样方从高地延伸到了河边植被或者斜坡上。如果可以对足够大样方进行物种多样性普查，随着采样面积的增加，调查区域所有的生境类型都可以被覆盖，图中阶梯状的模式就会被不断重复。在实践中，多样性模式如 A 段所示的采样点需要和如 B 段所示的采样点分开，进行分层采样。

考虑到在群落中观测稀有物种的困难和在野外进行多样性调查实际的限制，有必要应用统计学确定采样投入以便了解完整的多样性。估计物种多样性的三个主要方法如下：①对排序后的多度数据进行统计分布的拟合；②将物种累积曲线外推到渐近线；③用非参数方法估计渐近线的渐进量（Longino et al. 2002）。将物种的多度数据拟合到对数正态的物种多度分布，拟合分布曲线下的面积便可以用于估计物种总数，包括未检出的稀有物种（Chao et al. 2009）。

其他的物种多度模型，如对数级数、几何分布、负二项分布、Zipf-Mandelbrot 模型和短棍模型（Magurran 2004），也可以用于拟合多度数据来估计渐进物种丰富度。用于多度和“出现-未出现”数据的曲线拟合方法，可以利用 Michaelis-Menten 方程或混合模型外推出物种累积图的渐近线（Soberon & Llorente 1993;

Colwell et al. 2004)。其他非参数方法在估计物种组成的多样性上也是十分有用的（Chao et al. 2006，2009）。

2.2.10 对比不同调查的信息

研究多样性或多度的目的主要是比较不同时间和区域条件下这些多样性指数的变化。目前已开发了用于转换不同技术收集到的数据的方法（如 Scheiner et al. 2000; Peterson & Paukert 2009），但是这类方法大多很耗时，也会引入额外的误差。用于不同时间和地点的方法也可以被标准化（Bonar & Hubert 2002；Bonar et al. 2009a，2009b）。每次采样时采用相同的技术，可消除由调整采样方法带来的变化，然而仍然需要对标准样本和真实总体之间的关系进行校验。标准化采样不仅与所用的设备或使用方法有关，同样也与采样的时间、采样的生境及采样的深度有关。在收集样本时一定要小心操作，以尽可能使独立的采样之间具有可比性。即使在大的时间或空间尺度下的比较并不是某项研究的重点时，标准化也仍然是有用的。今天，许多数据库整合了相互独立但是被标准化了的研究信息，这些数据库往往是大规模研究的基础，针对动物如鱼类采样的标准化方法已经被开发出来了（Bonar et al. 2009b），但是对于植物多样性调查的标准化方法却很难开发（Stohlgren 2007）。需根据研究的问题、生物和非生物条件，以及可用的经费对一般方法进行合理的调整。

2.2.11 准备野外调查

当调查目的和方案都确定下来之后，还有其他的准备工作。通常情况下，从自然资源管理部门获取许可证是采样的前提，一定要记得预留充足的时间去准备许可证。向美国州政府或联邦政府申请濒危物种的采样许可证往往会需要一年的时间，不过由于多样性和丰富度调查经常会使受调查生物处于危险之中，因此这么长的等待时间也是合情合理的。在获得许可证之后，我们需要告知相应的资源所有者，采样活动什么时候会开展，有时没有告知相关单位时，会引来执法人员频频监视采样地到底发生了什么“可疑行为”。野外采样经常在很远的地方使用特殊的设备进行，所以差旅费用和人工费用往往是项目中最花钱的部分。在出发前列出设备清单以确保所有的野外设备都准备好，同时使用突发情况预案防范设备失效导致的不必要花费。在对一个采样点进行采样时，尽可能快速、准确并且尽可能轻松地采样，减少不必要的中断。最重要的还是安全问题，如果天气不好、设备存在风险或有其他不利因素发生时，采样都必须中止，在问题解决后再继续。

2.3　展望

合理的采样计划，以及对诸如偏差、准确度和精度这样的基础性问题的考虑，可以帮助我们确保研究的精准性和准确性（框 2.2）。如果没有仔细考虑上述最基本的采样问题，生物研究人员可能会面临尴尬的风险，大量资金的投入却很少有结果。那些在调查之初就仔细策划的人，最终可以为科学的发展提供有用的信息，并影响政治，改变法律和政策的制定。

框 2.2　采样标准程序

- 为调查确定明确、详尽的目标。
- 确定采样范围：采集什么样本，在哪里采集和如何采集。
- 设计调查方案时从统计学家那里获取帮助。
- 仔细思考采样偏差和误差会如何影响总体估计，在可能的情况下校正偏差，同时合理地最大化样本量，将样本在时空范围内合理配置，从而减小采样误差。
- 选择样本时使用随机化的方法。
- 尽可能选择对研究对象影响最小的采样方法。
- 尽可能使用标准化的采样技术，以使不同研究之间的数据具有可比性。
- 在计划采样时，考虑到获取采样许可证的时间，同时严格遵守安全采样的规则，并且为突发情况准备后备方案。
- 当怀疑调查的设计或者调查整体的逻辑性时，重新回到调查目的进行核查。

跨区域不同学者的交流变得越来越重要了，因此像在气候科学、水化学、地质学和药学领域的标准方法一样，未来在生物科学中采用和发展标准采样技术扮演的角色也会越来越重要。

随着技术、分析程序和自动化的发展，许多采样程序会变得越来越容易，但那些基本的要点一直是不会变的。无论使用什么工具，了解关于生物多样性采样的最基础的知识都十分重要。

2.4　要点

1）设定调查目标，仔细确定采样范围。

2）设计好采样方案，必要时从统计学家那里获得一些帮助。确定什么时候，在什么地方，怎样实施调查，在使用随机化方法的同时，尽量降低受调查动物的死亡率。

3）精度和偏差影响样本估计的实用性。通过使用相同的采样技术去监测变化趋势，以减小方法的偏差带来的影响；或者使用多种工具，以减少与物种相关的点估计偏差；此外还要结合真实的总体参数去校正偏差的大小。增大样本量的同时，悉心设计样本在时空上的分配可以使精度最大化。

4）预调查可以帮助我们确定采样需要的投入，同时让我们提前掌握正式调查工作中可能遇到的主要挑战。

5）尽可能使用标准化的采样方法，尽可能使不同研究之间的数据具有可比性，严格遵守采样的安全准则和野外采样条例，包括提前获取采样许可证以使工作效率最大化。

第 3 章

生物多样性监测：关于可检测性

Stephen T. Buckland, Angelika C. Studeny,
Anne E. Magurran, Stuart E. Newson

3.1 引言

大多数关于生物多样性监测的研究都有一个重要的缺陷：它们假设从一个群落中观测到或采集到的动植物都是代表性群落的样本。对一个采样点的监测而言，如果调查区域较小，且调查的物种都较容易采集到，那么用样本的计数值代表总体还是比较合理的。但是对于较大的样地或样点，或是存在较为隐蔽的物种，普查所有个体是不可行的（Coddington et al. 2009）。大多数多样性测量都是假设我们计数的个体为群落的随机样本（Magurran 2004，第 136 页）。当在同一采样区域内采集多个样方，并且样方小到可以对这些样方进行完全计数（即普查）时，可以确定我们的样本是具有代表性的。如果不是这种情况，我们就需要考虑不同个体间在可检测性（或观测性）上的差异了。

根据《生物多样性公约》规定的 2010 年保护目标（该公约规定，到 2010 年，生物多样性下降速度应有一个明显下降），对生物多样性监测的侧重点发生了变化，对一个区域或一个国家整体多样性变化趋势的量化研究已大幅增加，这种情况下群落应包括所有生物类群。由于我们无法直接记录整个生物区系，我们必须选取一定的区域和种类进行采样调查（第 2 章），从而对整个生物区系的总体进行推断。如果采样地或样方是随机选择的，如英国种鸟调查中采用的分层随机采样策略（Newson et al. 2005），那么就强调了样点的代表性。在没有一份完整物种清单时，由于部分物种很难采集到，采样结果中物种的代表性让人怀疑。因此，生物多样性监测工作总是基于一个缩小了的物种集合。在这个缩小的集合中对物种进行随机采样，也是一种降低监测工作量的有效方法。

即便考虑了上述问题，我们还是得考虑各物种的可检测性。除非样方足够小，

以致即便不能完全普查，也可以很接近完全普查，并且那些只出现过一次的物种也可以被准确计数。我们在下文中将使用检测率表示个体被检测到的概率（即可检测性）。个体的记录可通过视觉和气味检测，或用陷阱、网捕获个体来实现。将不同的采样技术组合起来也是一种有效的方法。通常情况下个体的可检测性受到许多因素的影响。让我们关注的是，由于不同物种的可检测性存在差异，会给生物多样性估计所用的生物比例数据带来偏差（Yoccoz et al. 2001）。

本章中，我们将强调尤其是在监测区域生物多样性变化趋势时，不同物种之间可检测性差异带来的潜在影响。我们考虑了一些生物多样性的指标，这些测量指标用来量化区域生物多样性的趋势，同时探讨不忽略可检测性问题时，这些测量指标是如何受到影响的。

尽管我们的重点是区域监测，但与样点监测有相似的地方。例如，我们可能会在一个采样点中采集很多个小样方以量化这个样点的生物多样性。我们并不要求每个样方大到能够反映整个样点的生物多样性，但所有样方结合起来时要求能达到这个目的。在可能的情况下，用足够小的样方，以保证对样方内的个体进行计数，这样不同物种之间的可检测性差异便无关紧要了。如果样方很少，许多物种由于在样方中压根没有出现，因而不可能被观测到。因此，我们需要大的样本量，以便可靠地计量调查样点的多样性，而不是从每个样本获得大的数据量。当我们通过采集多个样点以期定量一个区域内的生物多样性时，这就与上述情形相似。总的来说，对一个区域进行调查时，我们可以通过分层采样的技术选择多个有代表性的采样点，并且在每个样点采集多个有代表性的样方。

我们在本章中主要强调个体可检测性的问题。正如上文提及的那样，不同物种之间的可检测性差异也是不可避免的问题：如果一个物种的检测率很低，或为稀有物种，以致该物种在样方或采样点中很少出现时，这个物种就可能无法被观测到（第 4 章）。从统计学意义上来说，如果有足够的样方或采样点，上述问题就不再那么严重了。毕竟这时没有记录到的物种可能仅仅占据监测群落的一小部分，如果没有被记录，那么所估计的比例就是零。样方或样点数是否达到“足够的样本数”既取决于环境和空间，以及检测率的异质性（异质性越大，需要的样本量越大），又取决于样方或采样点的大小，尤其当生物多样性分布为均匀的空间分布时更是如此（在异质性很高的环境中，由于我们需要在采样点或采样区域内采集足够多的样本以定量生物多样性，很多的小样方比少的大样方要好；反之，由增加采样点带来的调查效率的增加并不比增大样方大小带来的多）。

3.2 研究现状：选择什么样的生物多样性指数？

在选择多样性指数时，须考虑几个方面的问题。首先，我们要选择我们想要

估计多样性的哪些要素。Buckland 等（2005）列出了所选择的多样性指数应满足的 6 个标准（表 3.1）。其中，非统计学标准与三个生物多样性组分，即物种丰富度、物种均匀度和多度有关。而统计学标准要求这些指标具有较高的测量精度，且指标的期望值不随样本量大小变化。

表 3.1　Buckland 等提出的生物多样性指数应满足的 6 个标准

标准编号	标准内容
1	一个群落总多度、物种丰富度和物种均匀度保持不变，某些物种的多度发生变化（此消彼长）的系统中，多样性指数不应该发生变化
2	如果群落总多度减小，物种数和物种均匀度没有改变，那么多样性指数数值应该减小
3	如果物种均匀度减小，物种丰富度和群落总多度不变，那么多样性指数数值应该减小
4	如果物种数减小，群落总多度和物种均匀度不变，那么多样性指数数值应该减小
5	多样性指数的期望值不应该与样本量有关
6	多样性指数应该有高的且可以定量的精度

另外一个要考虑的问题就是，生物多样性测量值的变化趋势是否对群落中最稀有的物种敏感。尽管稀有种的检测相对困难，但它们是物种丰富度的重要来源（Colwell & Coddington 1994；第 4 章）。稀有种对总多度的贡献几乎可以忽略不计，但增加稀有种会降低均匀度。如果分析不包括稀有种，那么相对多度指数的几何平均数，如 Gregory（2003）所用的那样，可以满足 Buckland 等所列出的 5 条标准，唯一不满足的是：当物种数量正在下降，那么该指数就无法反映这种（多样性降低的）情况，这是稀有种被排除在外的结果。如果稀有种被包括在计算之中，物种数为零或多度为零的值处理起来会非常麻烦。虽然可以用很小的正数代替零值以便计算进行，但是会使得物种多样性指数的方差非常大（Buckland et al. 2005）。

稀有种通常被定义为那些可以采集到但是个体数很少的物种。在利用几何平均数的方法时，多样性的估计就会有很大的问题。从生态学上来讲，用采样强度来定义稀有种不是特别合理，而是应根据一个群落中某个物种所占的比例来定义。

不论稀有种是否被包含在分析之中，Simpson 指数都满足 Buckland 等（2005）所列的 6 条标准中的 5 条。唯一不满足的是与多度有关：如果所有物种个体数都成比例减少，那么该指数保持为常数。严格来讲，多样性指数应该是样本大小的函数。如果所用指数形式为 1−D，其中$D = \sum_i \hat{p}_i^2$，$\hat{p}_i$是群落中物种 i 的估计比例，后者在校正后可以获得对 $1-\sum_i p_i^2$的无偏估计，其中p_i是物种 i 在群落中的真实比例。校正就是给p_i乘以 $n/(n-1)$，n 是被观测到的个体的总数（Lande et al. 2003）。但是这个调整方法有一个假设：n 个个体为来自目标群落中所有物种总个体 N 的随机样本。即便我们只对局部区域生物多样性感兴趣，认为不同物种之间的可检测性和可捕获性相同的假设通常也是不可行的。在定量区域生物多样性时，上面

的校正方法就不再那么有效了。因为当 n 很大时，校正因子 $n/(n-1)$接近 1，几乎没有影响。

Shannon 多样性指数也满足 5 条 Buckland 等(2005)所提出的标准。与 Simpson 指数一样，当所有物种多度成比例减小时，其数值也是常数。从对样本量的依赖性看，Shannon 多样性指数比 Simpson 指数要差一些。它的偏差是$-(s-1)/n$，其中 s 是群落中的总物种数（大多数时候并不明确）。因此在 n 很大时，这个偏差一般可以忽略不计。但是如果稀有种被包括在监测中，并且占据了总多度很明显的一部分时，Shannon 指数就会违反期望值不应与样本量相关的标准(Lande et al. 2003)。

Buckland 等（2005）提出了一个修正的 Shannon 多样性指数。在 n 显著大于 s 时，可以满足他提出的所有的 6 个标准。但这个新指标没有理论依据，也没有被严格检验，仅仅是为了满足标准。事实上，在假定生物多样性以物种丰富度、物种均匀度和多度为基本要素时，最好利用不同的指标来反映生物多样性的不同要素。当只用一个指数反映生物多样性变化时，才考虑使用 Buckland 等提出的 Shannon 修正指数。

α 多样性和 β 多样性（第 6 章）是与区域多样性监测相关的概念。在大的区域中，由于区域中不同地方的物种多度和物种相对多度不同，很大一部分的生物多样性来自于 β 多样性，而每个采样点的多样性变化仅仅反映了 α 多样性。γ 多样性是将不同采样点的数据放在一起计算得到的（不同采样点的各物种的比例 p_i 的平均值，或不同采样点物种计数或估计多度的和）。α 多样性多是所有采样点上指数值的平均值，可能会根据观察到或捕获到的个体数量进行加权。β 多样性则要么是 γ 多样性和 α 多样性的差值（加和 β 多样性），要么是 γ 多样性和 α 多样性的比值（乘积 β 多样性）。无论使用的是 Shannon 指数还是 Simpson 指数，加和 β 多样性总是为正，乘积 β 多样性总是大于 1。

3.3 可检测性：物种计数与物种多样性监测有关吗？

3.3.1 个体可检测性

通常情况下，被检测到的个体数量才会被代入计算多样性的方程中，而很少考虑这些数值是否会给估计量造成偏差。多数生物多样性指数在理论上都假设个体被采集到的可能性是相同的。在现实的生物群落中，情况并非如此。有些物种更容易被观察或捕获。如果没有考虑个体的可检测性，那么给出的多样性就会有偏差（框 3.1）。部分多样性指数的理论基础就决定了它们与现实情况有很大出入。

框 3.1　如果我们依据样品中物种的比例去估计总体中物种的比例，是否会有偏差？

由于π_i独立于N_i，即物种的可检测性与物种多度无关，因此单凭直觉看来，物种间由于π_i变异并不会导致多样性估计出现偏差。因此，难以被观测到的物种的q_i会比p_i小，容易被观测到的物种q_i会比p_i大；我们期望这些偏差间可以相互抵消，以致q_i和p_i的分布是相同的。然而事实并非如此，通过考虑物种 i 的$E(n_i)$和N_i的分布我们可以知道这点。我们希望对于一些常数 k，所有物种的N_i分布和$kE(n_i)$分布相同（在估计p_i时，消除分子和分母中相等的项，使$q_i = p_i$）。因此，$\log_e(N_i)$和$\log_e[E(n_i)]$减去$\log_e k$后应该相等。但是$\log_e[E(n_i)] = \log_e(N_i) + \log_e(\pi_i)$，$\mathrm{var}\{\log_e[E(n_i)]\} = \mathrm{var}[\log_e(N_i)] + \mathrm{var}[\log_e(\pi_i)] + 2\mathrm{cov}[\log_e(N_i), \log_e(\pi_i)]$。当$\pi_i$和$N_i$相互独立时，协方差那一项为 0，此时$\mathrm{var}\{\log_e[E(n_i)]\}$大于$\mathrm{var}[\log_e(N_i)]$，除非所有物种的$\pi_i$都相同，以致$\mathrm{var}[\log_e(\pi_i)] = 0$。因此，即使$\pi_i$和$N_i$是相互独立的，也只有在$\mathrm{var}[\log_e(\pi_i)] = 0$时$E(n_i)$和$N_i$的分布才会除分布的位置外都相同。当$\mathrm{var}[\log_e(\pi_i)] = -2\mathrm{cov}[\log_e(N_i), \log_e(\pi_i)]$时，上述两个分布有相同的方差。如果$\pi_i$变异十分大，那么多度和可检测性间就会有很大的负相关性。

上述讨论的结论就是，在物种间的π_i不同时，q_i会比p_i变异更大。物种均匀度在所有的p_i都相同时最大，此时$\mathrm{var}(p_i) = 0$，当p_i变异度增加时，物种均匀度就会下降。因此如果我们使用$\hat{q}_i$去估计p_i，我们可能会低估物种的均匀度从而低估物种多样性。

结论： 除非不同物种的可检测性相同，否则基于物种间相对多度的生物多样性指数都是有偏差的。

让我们探讨一下忽略个体可检测性到底意味着什么。这个问题在样方、采样点和调查区域尺度下都是一样适用的。假设一个受调查区域：

s=受调查区域中的物种数

N_i =受调查区域中物种 i 的个体数，$i = 1, \cdots, s$

n_i =受调查区域中观测到物种 i 的个体数

π_i =记录到物种 i 的个体的可能性，其估计值为$\hat{\pi}_i$

$E(n_i) = N_i\pi_i$ =记录到物种 i 的个体数的预期值

$\hat{N}_i = n_i/\hat{\pi}_i$ =受调查区物种 i 的个体数的预期值

$p_i = N_i/\sum_{i=1}^{s} N_i$，为物种 i 个体数占受调查区域所有物种总个体数的比例，其期望值为$\hat{p}_i = \hat{N}_i/\sum_{i=1}^{s}\hat{N}_i$。

$q_i = E(n_i)/\sum_{i=1}^{s} E(n_i)$，为记录到的物种 i 的个体数占受调查区域记录的所有物种总个体数的比例，其期望值为$\hat{q}_i = n_i/\sum_{i=1}^{s} n_i$。

在并不知道真实的N_i时，多样性指数，如 Simpson 指数（$D = \sum_{i=1}^{s} {p_i}^2$）或 Shannon 多样性指数（$H = -\sum_{i=1}^{s} p_i \log_e p_i$）中的$p_i$就被$\hat{p}_i$替代了，这就意味着我们需要计算$\hat{\pi}_i$。但是实践中我们却总是用$\hat{q}_i$去估计$p_i$的。如果我们可以假设所有物种$\pi_i = \pi$，这就意味着可检测性与物种无关。这个假设从未被明确表述或评价。事实上，几乎没有任何一个群落满足这个假设，除非我们可以把每个样方里面的个体都进行计数。如果是通过陷阱来进行检测调查，一些物种会更加容易被捕获，如果是通过主动搜寻的方式，也会有些物种会更加容易被记录到。在一些节肢动物的采样调查中，这个问题就被考虑到了，同时使用了多种采样方法以获取更有代表性的样本（Colwell & Coddington 1994）。

如果我们放松对假设的要求，在使用多度或密度而不是计数值进行计算时，我们仍可以使用前一节的多样性测量方法。计算 α 多样性时，我们需要估计样方中的$\hat{N}_i$。然而估计 γ 多样性时，则需要范围更大的区域来估计它们，汇总受调查区域所有采样点的$\hat{N}_i$。这时需要调查设计上配套，如果样点是分层随机采样的，分析也就需要分层了。

3.3.2 估计个体的可检测性

现在的问题是如何估计个体的可检测性和多度。最好的解决方法取决于调查的物种和相应的采样环境。最简单的方式就是使用尽可能小的样方，从而可以对每个样方进行完全普查。这种情况下，计数量就是样方多度的估计值。同样，随后样方对应的受调查区域中多度也可以被估计了。在简单随机采样的情况下，无论是基于计数量还是多度估计值，$\hat{p}_i$都是一样的。这种方法在估计地面上的甲虫和大型哺乳类动物时或许会有效。但在大多数情况下由于样方过小，许多物种的计数值为 0，以致这种方法并不是很有效。还有一个问题就是，调查可移动的生物时需要瞬时计数，否则由于计数过程中个体到处移动，样方中多度和密度便可能由于重复计数而被高估。对于可移动的生物种类，这种高估是常事，会影响到多样性的测量。

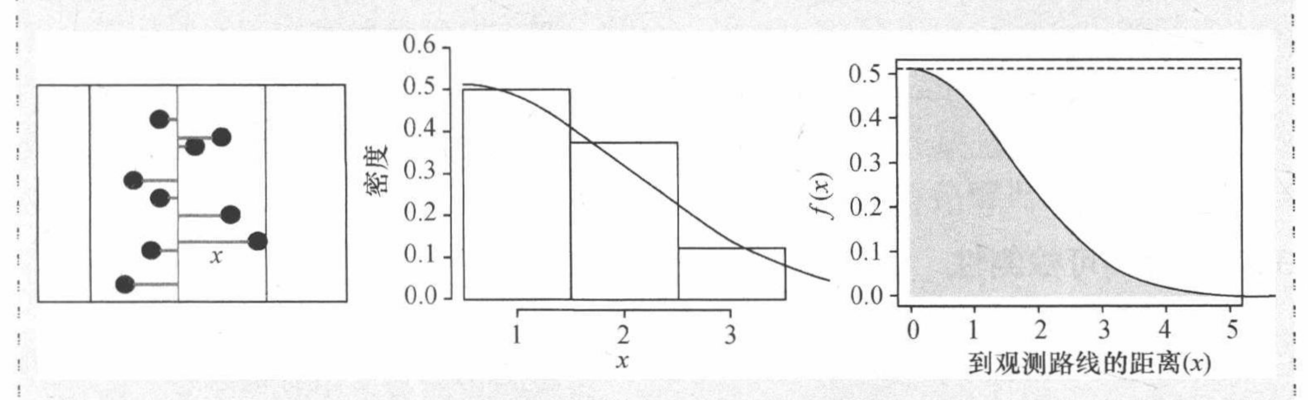
另外一种解决方法就是标记重捕法，但是这种方法极为费时费力，也容易产生偏差。这是由于即便在同一个物种内，不同个体可检测性也有差异。部分原因是动物可以进出一个样方，那些完全居住在样方内的个体很容易被记录，而远离样方的个体则相反，所以偏差也很大。这也会导致对可检测性和多度估计的偏差。

距离依赖性采样（Buckland 2001）是通过目击调查来估计可检测性的一种有效方法（框 3.2）。在生物多样性监测中，许多物种记录数很少而物种很多，以致

距离依赖性采样技术很难被用于生物多样性估计。尽管最稀有的物种，例如，其被检测到的次数小于 10，其检测率可能会被假设与较常见的种相似（3.4 节）。这时将不同的物种数据汇总，然后将物种作为一个因子，采用多元协方差距离采样作为一个因素，这在很大程度上避免了这个困难（Alldredge et al. 2007; Marques et al. 2007）。

框 3.2　距离依赖性采样

距离依赖性采样（Buckland 2001，2004）包含了许多需要记录被观测个体与确定的点或线的距离，以估计物种个体计数值所对应的区域面积的采样方法。最常用的就是样线调查法或样线采样法，样线被随机设置在调查区域，或是等间隔的平行线被随机放置在调查区域中。调查人员沿着样线行走，记录下离他 w（m 或 km）的距离内，每个被检测到的个体，以及那些个体离他的距离。记录下来的距离被用于估计一个检测函数，即个体的可检测性（函数值）与被检测到的个体与样线（也称为断面）的距离的关系。最基础的方法都假设在检测样线上的个体被观测到的概率为 1，即只要是在检测样线上的个体就一定可以被检测到。根据检测函数，我们可以估计在检测样线每一边 w（m 或 km）内个体的可检测性。这样，我们便可以允许在检测样线每一边 w（m 或 km）内有些个体没有被检测到，并通过调整计数率（离检测样线的每段距离上可以检测到的个体数）而估计个体密度。在调查区内设置足够的样线（或样线网格），我们便可以估计整个采样区的个体密度，从而估计调查区域的总多度。这时物种的可检测性π_i由两部分构成，一部分反映了宽度为 $2w$ 的检测带中一个被调查个体被检测到的概率，另一部分反映了一个被调查个体位于检测带中的概率。



左图表示了一条样线及检测到的动物的位置。距离 x 被表示为中间柱状图的三个距离间隔（横坐标），以及由正态分布拟合的检测函数。对于样带内的动物，其检测函数由右图中阴影部分面积所表示，阴影部分对应正态分布函数。

框 3.3 讨论了不同采样方法的可检测性，同时还区分了个体可检测性和物种可检测性。

框 3.3 针对不同的物种，采用何种方法估计可检测性比较合适？

个体可检测性

对于个体容易被检测到，或是离观察者比较近的物种，距离依赖性采样比较有用（Buckland 2001，2004）。距离依赖性采样可以用于估计以下对象的可检测性：中型到大型的陆生哺乳动物，海洋哺乳动物，大多数鸟，许多爬行动物、鱼和底栖动物群落，以及可以被单独鉴定出来的植物。

在陷阱或其他捕获方法被使用时，标记重捕法（Borchers et al. 2002；Williams et al. 2002）会十分有用。某些群体的捕获概率可以用标记重捕法来进行估计，其中包括小型哺乳动物、雨林中的鸟类、爬行动物、两栖动物和昆虫。

极少数情况下，大部分被捕获的动物都会被去除掉，从而可以采用去除法和相关的捕获方法来估计个体的被诱捕率。

物种可检测性

物种的多度分布反映了一个研究调查中每个物种的计数值。为了估计一个群落中的物种丰富度，我们需要估计样品中多度为 0 的物种的多少，现在已有许多方法用于估计多度为 0 的物种数（Magurran 2004；第 4 章）。这些方法可以被用于任何物种，但在没有重复采样的时候，或是不同物种的个体有不同的可检测性时，对采样中被漏掉的物种的估计可能会不稳定。

当对许多采样点都有重复采样时，占居率方法（occupancy method）（Mackenzie et al. 2006；第 4 章）便可以被用于估计每个采样点每次采样中的物种丰富度。同样，这个方法适用于任何物种。

3.3.3 物种可检测性

对稀有种而言，$n_i = 0$ 时，$\hat{q}_i$和$\hat{p}_i$也为 0。这是物种而非个体水平上的可检测性问题。虽然有许多用于估计未观测到的物种数的方法（第 4 章），但是估计结果对假设是十分敏感的。物种间可检测性上的差异要比同一物种的个体间可检测性差异更大（因为稀有种的个体比常见种的个体更难计数），因此研究人员需要在研究时考虑物种间可检测性的差异。即便如此，仅仅利用已观测到的物种数据来估计未观测到的物种还是十分困难的。除物种丰富度外，大多数指标在稀有种多度

被估计为 0 时受到的影响不会很大。

对于一个区域的观测，某个物种没有被观测到主要有三方面的原因：该物种可能至少在一个样方中出现，但是并没有被观测并记录到；或者虽然它可能在调查区域内出现，但并不在任何一个所采样的样方里面；还可能在采样时期这个物种没有出现在整个调查区域。

那些能在群落丰富度上占据一定量的稀有种（Coddington et al. 2009），可能由于采样的随机性而没有被采集到。在热带地区节肢动物调查中采样强度不足是十分普遍的。只要采样方法上不存在固有的偏差，那么物种丰富度估计量（第 4 章）便可能是一种有效的解决方案。然而，稀有种和常见种在生态特征上可能会不同（如占据不同的栖息地）（Magurran & Henderson 2003）。除此之外，绝大多数采样方法总是或多或少地违反了随机捕获或记录个体的假设。光诱捕蛾器就是一个典型的例子，不同的蛾对相同的光有不同的响应（Southwood & Henderson 2000）。不仅物种之间有这样的差别，同一物种的雄性和雌性对光的响应也可能不同，那么物种间性别响应差异也可能为后期对总体参数的估计带来偏差（Altermatt et al. 2009）。天气状况有时也会影响采样，Holyoak 等（1997）发现光诱捕蛾器的捕获量与温度呈正相关，与降雨量呈负相关，而相关性程度与种类有关。Preston（1948）认为，虽然稀有种和常见种的趋光性不同，但是稀有种和常见种对光的趋性变化是随机的，因此可以认为诱捕光对稀有种和常见种影响相同，光诱捕蛾器具有其运用的合理性。然而物种可检测性的不同导致不同采样时间和采样点之间的比较变得困难。

有些时候，某些物种刚好在进行采样调查时没有出现在所调查的区域中。事实上，局域定殖和灭绝引起的物种更替是所有群落的基本特征（MacArthur & Wilson 1967）。例如，在岛屿群落发生着物种进入与丢失，这时物种库中种类很多，但“表现”出来的只是其中的一部分。因此，这便引出到底谁才算群落中的一员这样一个概念性上的问题。以前的记录种或那些在未来可能出现的种是否应该记录在调查区的物种名录中？事实上，确定一个物种的缺失是出于技术上还是生态学上的原因并不是那么容易。关于这个问题更多的讨论请见第 7 章，框 3.4 介绍了在蝴蝶的调查研究中可检测性的重要性。

框 3.4　蝴蝶研究中可检测性的角色

我们在这里结合一个针对蝴蝶的研究，阐述需要注意可检测性的哪些方面。

在英国蝴蝶监测计划中（Pollard 1979），观测人员凭自己的主观意识在蝴蝶栖息地选择观测截面，记录下进入观测者眼前一个盒子大小视野里的所有蝴

蝶。在这个研究中物种多度比例的偏差有 3 个可能的原因：①观测者没有注意到那些小并且不是很活跃的蝴蝶飞过他们的视野；②本来这种方法对每一只蝴蝶都应该只计数一次，但事实上飞着的蝴蝶可能时而飞进视野，时而飞出视野，以致对那些种的计数偏多，尤其是那些比较活跃的物种，这个问题更加严重；③所选的观测截面可能并没有代表性，毕竟那些都是调查人员觉得会有蝴蝶出现的地方，主观意识作用太强。

通过随机在调查区域内放置采样截面，或是记录蝴蝶与观测截面的距离（如观测者前面 1m，或是能保证蝴蝶在受到惊吓之前被准确记录的足够距离），上述的偏差可以被消除或者减少，仅当蝴蝶飞过观测人员前方那条假想的线时才进行记录，这样可以避免由蝴蝶在观测时不断飞来飞去导致的误差，没有飞跃那条假想的线但是出现在视野里面的蝴蝶并不被记录。使用上述方法记录距离，在假设观测截面上所有的个体都一定会被观测到时，便可以允许物种间的可检测性变异。

在比较开阔的地方上述方法可能还比较有效，但是在比较封闭的地方，如雨林，或许就必须使用标记重捕法去估计不同物种的可检测性了。需要注意的是，只要物种间的相对可监测性获得了很好的估计，那么这时对每个物种的可捕获性估计的偏差就是可以容忍的。也就是说，如果一个物种的可捕获性是另外一个物种的两倍，我们就需估计这个比例，而对可观测性那一点点偏差就可以忽略不计。

如果倾向于使用物种丰富度这个多样性指数，那么就需要考虑物种可检测性而不是个体可检测性，每个物种的计数值可用于估计没有采到的物种数，而这些物种在调查区域中确实存在。但是不同的方法估计出来的物种数差异很大，因此这种估计并不是很稳健的。

结合多个采样点的重复采样数据，占居率方法（occupancy method）在估计物种可检测性时十分有用，所以估计物种丰富度也十分有用（第 11 章）。使用那些方法时，我们仅仅需要记录哪些地方出现了什么种，而并不需要记录具体每个物种的个体数。

3.4 案例研究：英国种鸟调查（BBS）

接下来，我们将对 1994～2007 年英国的“种鸟调查”（Breeding Bird Survey,

BBS）进行讨论（Freeman et al. 2007；Newson et al. 2008）。根据分层采样的策略，选用了 1km^2 大小的样方，根据志愿观测者人数确定采样频率。在 2007 年，共调查了 405 个样方。

每个 1km^2 样方的调查都是在一个长 1km 的断面上开展的，观测人员沿着两条平行的 1km 长的断面行走，记录所有观测到的鸟类，并根据鸟和人的距离记录将数据分为 4 种类型：25m 内、25～100m、100m 以外，以及在样地上空飞行的鸟类。我们只用前两个类型的数据［和 Newson 等（2008）相同］。

如果两侧 100m 范围内所有的鸟都可以被观测到，那么两个方向一共就可以记录 0.4km^2 面积内的鸟[200m 宽（采样所走的线路每边各 100m），长总共为 2km，对应每个采样样方内的两条线路]。这样我们就可以用分层采样方式获得的数据，对英国每一个记录的种群大小进行估计。在完整计数的情况下，25～100m 范围内的鸟类数目应该为 0～25m 范围内的 3 倍，但事实上却没有 3 倍那么多。我们假设在观测者行走的路线上的鸟都被完整记录下来了，同时鸟的可检测性随着鸟与观测者的距离的加大而越来越小。在我们的分析中，我们假设可检测性函数是一个半正态分布函数。

不同年份、不同采样点的每个物种的观测值都被用于拟合我们所假设的那个半正态分布函数，同时我们还使用多元协变量距离抽样（MCDS）方法（Thomas et al. 2010）检验了可检测性对栖息地类型和年份的依赖性。苏格兰境内的每一种鸟在某一年的种群大小估计值为：$\widehat{N}_i = \sum_r \frac{A_r}{m_r a}\left[\sum_s \sum_j \frac{1}{\widehat{\pi}_{ijsr}}\right]$，其中$\widehat{\pi}_{ijsr}$为区域 r 内 s 样方的 i 物种的第 j 个个体在那一年被观测到的概率，$a = 0.4\text{km}^2$，为每个采样点覆盖的采样面积，m_r是采样区 r 年份所调查的样方数目，A_r是调查区域的面积。

我们在 BBS 研究中，对至少在一年内出现过的种类和称为“农田种”的鸟进行分析。这个分类方法基于 Jacobs 的偏好指数，并结合 Newson（2008）的方法进行计算。对于那些最稀有的物种，我们假设它们的可检测性和那些与它们比较相似但是更常见的物种相同。表 3.2 中列出了 2007 年采样数据中，物种常见的名称和学术名称，以及它们的计数量和 2007 年对应的苏格兰种群大小的估计。

对于 Simpson 指数，我们定义$1 - D_a = 1 - \sum_{i=1}^{s} \hat{p}_i^2$，同时$1 - D_c = 1 - \sum_{i=1}^{s} \hat{q}_i^2$。前者是用多度估计值$\widehat{N}_i$进行计算，后者是用平均计数量$\bar{n}_i$计算的，$\bar{n}_i = \frac{\sum_r A_r \bar{n}_{ir}}{\sum_r A_r}$是结合分层采样技术而对每个采样点进行加权之后的计数值，$\bar{n}_{ir} = \frac{\sum_s n_{isr}}{m_r}$是区域 r 内，物种 i 计数值的平均，n_{isr}是区域 r 内，s 样方的 i 物种的计数值（在此我们仅仅计算了 γ 多样性，要估计 α 多样性和 β 多样性，则需要计算每个 1km^2 样方的多样性指数，然后按照分层采样频率进行加权平均）。对于 Shannon 多样性指数，类似地，我们定义$H_a = -\sum_{i=1}^{s} \hat{p}_i \log_e \hat{p}_i$和$H_c = -\sum_{i=1}^{s} \hat{q}_i \log_e \hat{q}_i$，同样用$\widehat{N}_i$（用当年

的估计多度除以 1994 年的估计多度得到的相对多度）或平均计数值$\bar{n}_i$（用当年平均计数值除以 1994 年的平均计数值得到的物种相对多度）计算相对多度的几何平均数。为了避免计算几何平均数时 0 值带来的问题，我们去除 1994～2007 年任何计数值为 0 的物种，分别是红腿鹧鸪、鹌鹑、长脚秧鸡、斑鸠、黄鹡鸰、燕雀和黍鹀。

表 3.2　BBS 研究中的鸟类物种清单

物种	$\hat{\pi}_i$	n_i	$\bar{n}_i$	$\hat{N}_i$
红腿鹧鸪	0.51	29	0.053	21.8
灰山鹑	0.61	35	0.049	16.6
鹌鹑	0.61	1	0.001	0.2
雉鸡	0.49	314	0.562	237.3
红隼	0.44	8	0.018	8.5
长脚秧鸡	（0.61）	0	0	0
欧鸽	0.47	29	0.021	9.2
欧洲斑鸠	（0.59）UK	0	0	0
云雀	0.65	1140	2.818	891.8
黄鹡鸰	0.37UK	2	0.005	3.1
灰白喉林莺	0.32	194	0.438	285.9
秃鼻乌鸦	0.78	958	2.000	543.1
小嘴乌鸦	0.64	695	1.219	398.7
冠鸦	0.53	43	0.181	69.4
树麻雀	0.27	72	0.084	62.4
燕雀	0.38	1	0.001	0.5
赤胸朱顶雀	0.38	359	0.869	452.3
黄嘴朱顶雀	0.45	17	0.070	33.0
黄鹀	0.41	411	0.935	482.0
黍鹀	0.43	11	0.005	2.6

注：2007 年每个物种的下列指标也被列出：采样带中每个物种可检测性的平均值$\hat{\pi}_i$，总计数值n_i，每个采样点的平均计数值$\bar{n}_i$（分层采样中的面积加权平均）和估计多度$\hat{N}_i$（$\times 10^3$）。由于有些种单独使用苏格兰的数据计数值太小，因此使用英国的数据来估计$\hat{\pi}_i$（以“UK”表示）。

计算了 1994～2007 年上述指标的变化趋势（图 3.1），表 3.3 是对那些指标的线性趋势的检验。

正如预期的那样，当考虑了不同物种的可检测性后，由 Simpson 指数或 Shannon 指数估计的多样性会偏高（图 3.1）。但是考虑可检测性差异对多样性数值的变化趋势大体上影响不大（表 3.3）。不考虑可检测性变异时，使用基于计数量计算的几何平均数估计的多样性数时，我们发现 BBS 研究中，多样性在调查期

间是有显著上升趋势的（$p = 0.024$），但考虑可检测性差异后，线性增加的趋势便不显著了（$p = 0.126$，表 3.3）。

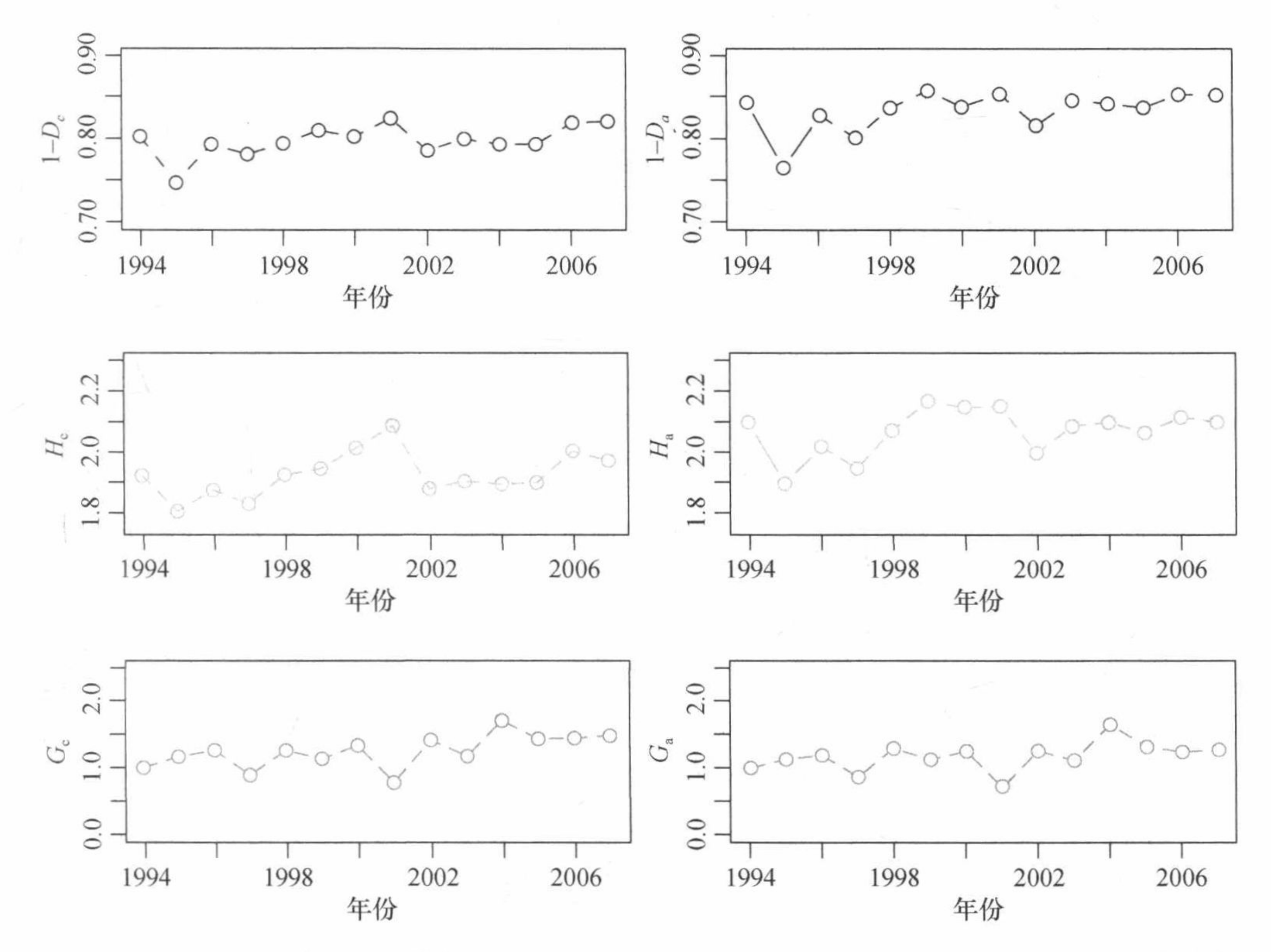


图 3.1　1994～2007 年 BBS 研究中，Simpson 指数（1−*D*）、Shannon 指数（*H*）、相对多度的几何平均数（*G*）的变化趋势。左侧三个图为使用未经可检测性校正的$\bar{n}_i$计算出的多样性指数，右侧三个图为使用经过可检测性校正的$\hat{N}_i$计算出的多样性指数。

表 3.3　多样性指数的年际变化：Simpson 指数（1−*D*）、Shannon 指数（*H*）、相对多度的几何平均数（*G*）

多样性指数	斜率	标准误	p 值	多样性指数	斜率	标准误	p 值
$1-D_c$	0.0024	0.0011	0.058	$1-D_a$	0.0031	0.0015	0.059
H_c	0.0072	0.0047	0.153	H_a	0.0076	0.0050	0.153
G_c	0.0539	0.0139	0.024	G_a	0.0223	0.0136	0.126

注：针对每个指数都估算了经过可检测性校正（下标为 a）和未经可检测性校正的指数（下标为 c），计算出指标对年份回归的斜率，它们各自的标准误，以及斜率的 p 值。

3.5　讨论

由可检测性带来的偏差在时间和空间上一致的情况下，忽视可检测性便不再

是多样性调查的首要问题了。但是，如果在同一时空条件下，采样深度不同，由于物种间可检测性的差别带来的偏差本身就会不同，从而导致不同时空下生物多样性趋势估计上存在偏差。当计数值未对可检测性进行校正时，我们发现 BBS 研究中 Shannon 指数和 Simpson 多样性指数的估计有明显的偏差。不仅如此，我们还发现在对可检测性进行校正后，不同物种相对多度的几何平均数的变化趋势消失了。

许多多样性研究的目的是比较不同采样点或群落，以反映自然变化过程（如演替和纬度梯度），或者遭受到的人为污染和扰动（第 17 章）。在那些调查中，样本或样地可能在很多方面都不同。例如，污染或过度采收会导致生物个体大小的变化——事实上，生物量和数量多度关系的改变也是衡量这类影响的指标（Warwick & Clarke 1994）。个体大小会影响生物的可检测性，许多采样设备，如筛网或浮游动物滤网只能捕获一定大小范围内的生物，虽然在不同采样点使用相同的采样设备是明智的选择，但这样仍然会有由设备的局限性导致的可检测性变异而带来的偏差，从而可能会误导结果。在进行收集或捕获调查时，生物的行为方式改变也会影响可检测性（Casas et al. 2009）。

如果生物多样性监测研究中，无法估计生物可检测性，那么可以在样地开展一个小型的用于估计生物可检测性的实验。但在某些物种丰富度高的群落，如热带地区节肢类动物群落中，这种做法并不可行。

在我们所举的例子中，虽然我们已经校正了可检测性不同所带来的偏差，但我们认为仍然有一些偏差存在。我们假设在观测断面或临近断面的地方鸟类都会被观测到，事实却并非如此，尤其是那些昼伏夜出的物种。不仅如此，有时观测并没有办法沿着理想的断面进行，真实的观测断面事实上偏向或偏离某些物种的栖息地。然而，总体来说，经过观测性校正后的偏差还是大大减小了！

当大多数物种都只有很少的个体时，估计可检测性会十分困难，那些时候即便是调查设计允许进行可检测性估计，也没有充足的数据来保证可靠的估计。例如，在热带地区的单个样点检测中，1/3 的物种只有一个个体（Coddington et al. 2009）。如果调查目的是估计区域生物多样性的变化趋势，数据采自区域内多个有代表性点，那么计数值太少以致无法估计可检测性的物种的比例就会减小。这与双重采样有一定联系：比起单次采样，在同一个采样单元中，同样的采样强度下，重复采样可以采集到更多的稀有种（Dobyns 1997；McGill 2003a）。对于多样性很高的群落，计数量很小的物种比例很高。另外一种减少稀有物种数量的措施就是：在每个采样点，用不同的采样方法同时采样，这是因为有些物种不适合采用某种采样方法，但是适合采用其他采样方法（Longino et al. 2002）。当然，如果不同的方法采集到完全不同的物种，可以将不同采样方法得到的检测数据汇总，再计算出群落中计数量较低的种类占比。当样本能较好地代表整个群落时，计算的这个

比例将处于各方法的观测值范围内。

3.6 展望

为实现《生物多样性公约》中所规定的 2010 年生物多样性保护目标，人们对区域生物多样性观测的兴趣开始渐渐加强，但主要集中在对群落的观测上。在统计学上，明确定义一个我们想要研究的总体（包括研究区域中多个物种的个体）是非常重要的。在这样一个背景下，确保不同物种的个体出现在我们的样本中的概率相同，或者能对不同物种的可检测性进行估计非常重要。因此我们希望，观测生物多样性变化的调查设计和野外试验方法应经过更加仔细的审查。

我们已经展示了在可利用采样数据估计物种的可检测性时，如何调整（选择）生物多样性的测量指标。但从统计推断的角度来说，针对不同的物种可检测性，我们希望未来在估计可检测性及其性质方面有很多的进步。例如，开发新的方法以适应不同物种的可检测性不同的事实。一个完整的分析应该估计出多样性估计值本身的不确定性。

尤其在观测区域多样性时，除去单个的多样性指数，我们主要对生物多样性的变化（以及多样性变化率的变化）感兴趣。虽然在我们的例子中，我们只用了线性模型去拟合调整过的生物多样性指数以检查多样性变化的趋势，但是还有很多更加复杂的模型，如 Buckland（2005）所用的广义线性加性模型，具有更好的灵活性，可对生态过程下的时间序列数据进行更好的拟合。

不管怎样，在观测时没有观测到的物种一直备受关注，尤其是在区域多样性的调查当中。物种缺失可能是采样时间所处的季节导致的，本来那个时期就无法观测到某些物种，还可能是因为它们数量很少，导致采样时没有采集到。就后一种原因而言，当大量的样方被重复采样时，占居率方法（occupancy method）对这个问题有针对性。同时，总物种数的不确定性对调整过的多样性指数的影响还需要进一步的研究和探讨。调查设计和数据分析需要考虑到季节因素和其他的生态效应，尽可能地鉴别出导致采样数据中物种缺失的因素。

3.7 要点

1）当使用 Shannon 指数和 Simpson 多样性指数时，我们假设样本中的个体是从群落中随机抽取的。

2）大多数情况下，上述假设并不成立，个体之间的可检测性存在异质性。

3）如果每个物种的个体可检测性可以估计，那么多样性指数就可以根据可检测性进行校正。

4）某些物种没有被观测到也属于可检测性的问题。在这种情况下，未见到的物种可能是太少了，以致现在的采样方案不能采集到，或者是采样方法对某些物种本身就不适合。

5）在 BBS 研究中，对每个种进行可检测性函数拟合。当数据经过可检测性的校正后，Shannon 指数和 Simpson 指数会增大；在未经可检测性校正时，相对多度的几何平均数有明显的增加趋势，但是校正过后趋势便不再明显了。

6）上述方法有个缺点，就是无法拟合稀有种的可检测性函数，只能分析是否排除掉那些稀有种，或者做出那些相似的稀有种具有相同的可检测性这样的假设。

7）如果不考虑生物的可检测性，就可能导致不少生物多样性的比较研究中产生很大的偏差，如污染和未被污染地区生物组成的比较研究，以及估计生物多样性时间和空间趋势的研究。

致谢

非常感谢 Rob Colwell 的评论性建议，这些建议极大地改善了本章的内容。

第二部分

多　样　性



第4章

物种丰富度估计

Nicholas J. Gotelli, Robert K. Colwell

4.1 引言

对于许多群落生态学和保护生物学学者而言，测量物种丰富度（species richness）是他们的一个基本目标。在一个局部群落中物种的数量是群落结构的一个直观和自然的指标。物种丰富度格局在小空间尺度（如 Rahbek & Graves 2001）和大空间尺度（如 Blake & Loiselle 2000）上都已经有了不少研究。群落生态学中的许多经典模型，如 MacArthur-Wilson 平衡模型（MacArthur & Wilson 1967）和中度干扰假说（Connell 1978），以及最近提出的中性理论模型（Hubbell 2001）、集合群落结构（Holyoak et al. 2005）和生物地理学（Gotelli et al. 2009）可对共存物种的数量进行定量预测。为了促进物种丰富度建模，这些理论预测需要与实验数据进行对比。在保护生物学应用中，保留在一个群落中的物种，代表了我们保护和恢复受干扰群落的努力的最终“记分卡”（如 Brook et al. 2003）。

尽管我们对物种丰富度十分熟悉，但它仍是一个极其难以测量的指标。几乎无一例外地，物种丰富度既不能准确测量也不能通过实测数据来直接计算，这是由于对于一个局部群落的完整物种数而言，实测物种数总是一个偏低的有偏估计量。已有数以百计的论文专门阐述了在估计物种丰富度时对这种偏差进行校正的统计方法（参见第3章），而且为了估计特定类群的物种丰富度，发展了有针对性的调查方案和方法（如 Agosti et al. 2000）。尽管如此，许多近期的研究仍旧忽视了一些采样和测量中的基本问题，从而影响物种丰富度估计的准确性（Gotelli & Colwell 2011）。

本章回顾了与物种丰富度估计有关的基础统计问题。全面回顾这个主题超出了本章范围，本章着重阐述了针对物种丰富度的抽样模型，这些模型通过调节或控制个体数目和采集的样本数（稀疏化）的差异解释了采样不足引起的偏差。我

们还强调了利用多度或发生率分布数据估计没有被检测到的物种数目的模型（有关丰富度渐近线的估计量）。

4.2 研究现状

4.2.1 生物多样性数据的抽样模型

尽管我们估计物种丰富度的方法可以被应用于通过基因型识别的生物所组成的集群（如 Huges et al. 2000），也可以应用于由物种以上分类单元组成的集群，如属或科（如 Bush & Bambach 2004），但为了保持简便，针对分类单元会写成“物种”。在讨论物种丰富度估计时，我们假设通过收集或观察，从一个或多个具有某些特征的生物群集中获取一个或多个样本。用于丰富度研究的数据可分为两类：①出现数据，从一个集合样本中检测到的物种仅仅标明出现或未出现；②多度数据，每个物种的多度是每个样本之内个体的计数量。当然，多度数据可以转换为出现率数据，但反过来则不能。

就性质而言，采样数据仅仅是记录了已被证实存在于样本中的物种。在一个样本中一个特定物种的缺失可能代表真实的缺失（这个物种不存在于这个群落中）或者是一个虚假的缺失（这个物种是存在的，但是在这个样本中没有被检测到；参见第 3 章）。尽管“出现/未出现数据”这一术语经常被用作存在/不存在数据的同义词，但是区别假的未出现和真的未出现对于物种丰富度的估计和建模都是很重要的（如 Elith et al. 2006），这也让我们强调哪个存在数据是实际上的“出现数据”。基于多度数据的丰富度估计方法是假设生物体可以被清楚地以个体形式采集和鉴定。对于无性系生物和克隆生物，如许多草本植物和珊瑚而言，个体往往不能够被分离或者计数。尽管如此，针对出现率数据设计的方法仍可以使用标准样方或者样本的记录（如 Butler & Chazdon 1998）。

从一罐混合的软糖中取糖吃为生物多样性抽样提供了一个很好的类比（Longino et al. 2002）。每个软糖代表了一个单独个体，不同的颜色代表在软糖“群落或集合”中的不同物种。在一个样本中，一些颜色是常见的，但是大多数颜色都是稀少的。采集生物多样性数据的一个样本就相当于从罐子中拿一小把软糖，然后一个一个地检测它们。从这个不完整的样本，我们试图推算在整个罐子中各颜色糖果（物种）的数目。统计推断的过程严格地依赖于生物学假设：这个群落是“封闭的”，有着不变的物种总数和一个稳定的物种多度分布。软糖可能会被加入或者移出这个罐子，但是我们假设各颜色软糖的比例保持不变。在一个开放的集合群落，其群落在大小和组成上会随时间变化，不可能从某一时刻的样本中有效地推断整个群落的结构（Magurran 2007）。很少有真实群落

是完全“封闭”的，而很多情况下进行丰富度估计是基于这样的假设，但需要谨慎和注意。

对本章要讨论的所有方法和测量指标（框 4.1），我们使用紧密相关的统计假设，假设取样是再放回的。就自然界中的清单数据而言，这个假设意味着从样方中记录个体但不移出（例如，在样方中对树木的普查），或者它们被移出了，但是它们在这个样本中的比例仍保持不变。

框 4.1　观察和估计物种丰富度

S_{obs} 是在一个样本或一组样本中观察到的所有的物种总数。

S_{est} 是由一个样本或一组样本代表一个集合所估计的物种数目，其中 *est* 由一个估计量的名字所代替。

多度数据。用 f_k 代表物种的数目，在一个单独的样本中每一个物种用 k 表示准确的个体数。因此，f_0 是没有被检测到的物种的数目（那些存在于集合中但是没有被包含在样本中的物种），f_1 是只有一个个体的物种，f_2 是有两个个体的物种，以此类推。在这个样本中个体的总数是 $n=\sum_{k=1}^{S_{obs}} f_k$。

重复发生数据。用 q_k 代表在一组重复发生的样本中恰好出现在 k 个样本中的物种数之和。因此，q_0 是未检测到的物种数（物种存在于集合中但是没有包含在一系列的样本中），q_1 是特有物种的数目，q_2 是出现在其中两个样本中的物种的数目，以此类推。样本的总数是 $m=\sum_{k=1}^{S_{obs}} q_k$。

Chao1（对于多度数据）

$S_{Chao1}=S_{obs}+\frac{f_1^2}{2f_2}$ 是经典形式，但是没有定义当 $f_2=0$（没有两个个体的物种）时的情况。

$S_{Chao1}=S_{obs}+\frac{f_1(f_1-1)}{2(f_2+1)}$ 是通常采用的一个校正形式。

$\mathrm{var}(S_{Chao1})=f_2\left[\frac{1}{2}\left(\frac{f_1}{f_2}\right)^2+\left(\frac{f_1}{f_2}\right)^3+\frac{1}{4}\left(\frac{f_1}{f_2}\right)^4\right]$ 式中，f_1 和 f_2 均大于 0（其他案例和不对称置信区间估计的指南参见 Colwell 2009，附录 B）。

Chao2（对于重复发生数据）

$S_{Chao2}=S_{obs}+\frac{q_1^2}{2q_2}$ 是经典方式，但是也没有定义当 $q_2=0$（没有重复）时的情况。

$S_{Chao2}=S_{obs}+\left(\frac{m-1}{m}\right)\frac{q_1(q_1-1)}{2(q_2+1)}$ 是通常采用的一个校正模型。

$\mathrm{var}(S_{Chao2}) = q_2\left[\frac{1}{2}\left(\frac{q_1}{q_2}\right)^2 + \left(\frac{q_1}{q_2}\right)^3 + \frac{1}{4}\left(\frac{q_1}{q_2}\right)^4\right]$ 式中，q_1 和 q_2 均大于 0（其他案例和不对称置信区间估计的指南参见 Colwell 2009，附录 B）。

ACE （对于多度数据）

$S_{rare} = \sum_{k=1}^{10} f_k$ 是在一个样本中稀有种（每一个样本有 10 个或者少于 10 个个体）的数目。

$S_{abund} = \sum_{k=11}^{Sobs} f_k$ 是在一个样本中丰富物种（每一个样本有多于 10 个个体）的数目。

$n_{rare} = \sum_{k=1}^{10} kf_k$ 是在稀有物种中所有个体的总数。

样本涵盖率估计是 $C_{ACE} = 1 - \frac{f_1}{n_{rare}}$，在稀有物种中所有个体的比例不是单独的。那么物种丰富度的 ACE 估计量是 $S_{ACE} = S_{abund} + \frac{S_{rare}}{C_{ACE}} + \frac{f_1}{C_{ACE}}\gamma_{ACE}^2$，同时 γ_{ACE}^2 是一个变异系数，

$$\gamma_{ACE}^2 = \max\left[\frac{S_{rare}}{C_{rare}} \frac{\sum_{k=1}^{10} k(k-1)f_k}{(n_{rare})(n_{rare}-1)} - 1, 0\right]$$

当所有的稀有物种都是单个体时（$f_1 = n_{rare}$，则 C_{ACE} =0），对于 ACE 的公式是未定义的。在这种情况下，估计校准值方式用 Chao1 代替。

ICE （对于发生数据）

$S_{infr} = \sum_{k=1}^{10} q_k$ 是在一个样本中稀有物种（每个样本中有 10 个或少于 10 个个体）的数目。

$S_{freq} = \sum_{k=11}^{S_{obs}} q_k$ 是在一个样本中频繁出现的物种（每个样本中有多于 10 个个体）的数目。

$n_{infr} = \sum_{k=1}^{10} kq_k$ 是在稀有物种中发生率的总数。

样本涵盖率估计是 $C_{ICE} = 1 - \frac{q_1}{n_{infr}}$，稀有种的所有发生率的比例不是独一无二的。因此，物种丰富度的 ICE 评估量是 $C_{ICE} = S_{freq} + \frac{S_{infr}}{C_{ICE}} + \frac{q_1}{C_{ICE}}\gamma_{ICE}^2$，其中 γ_{ICE}^2 是变异系数，

$$\gamma_{ICE}^2 = \max\left[\frac{S_{infr}}{C_{ICE}} \frac{m_{infr}}{m_{infr}-1} \frac{\sum_{k=1}^{10} k(k-1)q_k}{(n_{infr})^2} - 1,\ 0\right]$$

这个对于 ICE 的公式没有定义当所有的稀有物种都为单个体时的情况（q_1=n_{infr}，则 $C_{ICE} = 0$）。在这种情况下，估计校准值方式用 Chao2 代替。

Jackknife（折刀法）估计（对于多度数据）

一阶折刀法多度估计量是 $S_{jackknife1} = S_{obs} + f_1$

二阶折刀法多度估计量是$S_{jackknife2} = S_{obs} + 2f_1 - f_2$

Jackknife（折刀法）估计（对于发生数据）

一阶折刀法多度估计量是$S_{jackknife1} = S_{obs} + q_1(\frac{m-1}{m})$

二阶折刀法多度估计量是$S_{jackknife2} = S_{obs} + \left[\frac{q_1(2m-3)}{m} - \frac{q_2(m-2)^2}{m(m-1)}\right]$

在该框架下采样、计数和鉴别个体不仅应用于物种丰富度估计，而且应用于生物多样性研究的许多其他问题，包括物种多度分布的特征描述（参见第 9 章），以及将多样性分解为 α 多样性和 β 多样性两个部分（参见第 6 章和第 7 章）。

4.2.2　物种累积曲线

图 4.1 中 x 轴是取样的个体数，y 轴是累积记录的物种数(图 4.1 的下层 x 轴)。设想随机地每次从罐子中取出一个软糖。当更多的个体（软糖）被取出，样本中被记录的物种（颜色）总数也随之增加，因此一条物种累积曲线也随之生成。当然，首次所采集的个体一定代表这个样本中的首个物种，所以基于个体生物的所有的物种累积曲线都开始于点[1，1]。而下一个所描述的个体代表的要么是相同的物种要么是样本中另一个新的物种。对于一个样本来说，采集一个新的物种的概率依赖于全部物种的数量和它们相对的多度。群落中的物种越多，物种多度分布越均匀（参见第 9 章），那么这条曲线就会上升得越快。与此相反，如果物种多度分布极不均匀（如较少的常见种和较多的稀有种），那么这条曲线就会上升得较慢，即使最初大多数抽取出的个体代表的是更多的已经被添加到样本中的常见种，而不是那些还没有被抽取到的稀有种。

不管物种的多度分布是怎样的，这条曲线都是一个斜率下降的单调增长曲线。对于一个具体的样本，样本中的个体按不同顺序被随机抽取并添加到曲线上，因此便会产生多少有点不同的物种累积曲线。这些单个体曲线的平均值代表平滑的曲线上物种累积曲线的统计期望，不同序列之间的变化由一定数量个体下物种数目的方差反映。然而，这种方差是以具体的样本为条件的，这是因为针对上一样本的抽样重排。设想我们绘制物种累积曲线的平滑平均曲线，其中每条曲线均基于从相同的罐子内取出不同的软糖，每一个罐子都有相同数量的软糖。在给定的个体数目下，这些来自数个独立随机样的平滑曲线间的差异，代表着丰富度的另一类变异来源。这些曲线之间的方差被称作无条件方差，这是因为它估计了群落丰富度的真实差异。无条件方差总体上大于针对单个样本的条件方差。

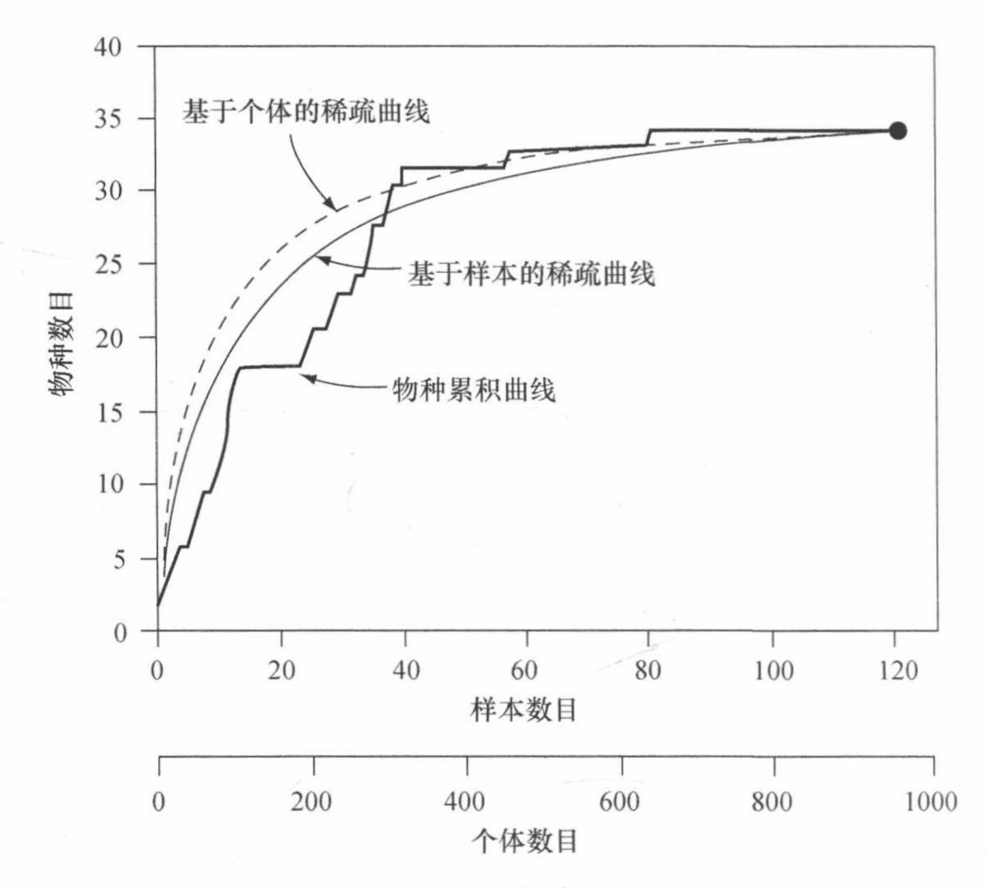


图 4.1　物种累积曲线和稀疏曲线。图中锯齿形状的线是 121 个土壤种子库样本中众多可能排序中的一条物种累积曲线，数据为对哥斯达黎加雨林样地的密集调查所获得的 952 个树苗个体的信息（Butler & Chazdon 1988）。树种的累积数目（y 轴）是根据样本累积数目（上层的 x 轴）标绘的，样本顺序是随机汇集的。这条平滑的实线是基于样本的相同数据集的稀疏曲线，显示的是来自数据集中的 1，2，…，m^*，…，121 个真实样本的所有可能组合的物种平均数——这条曲线绘制了（基于样本）物种累积曲线的统计学期望。而这条虚线是相同数据集的（基于个体的）稀疏曲线——对于（m^*）(952/121) 个个体的物种期望值，个体是随机从所有 952 个个体（下层的 x 轴）中挑选的。黑点表示所有样本（或者所有个体）的丰富度之和。基于样本的稀疏曲线处于基于个体的稀疏曲线的下部，是由于物种内部存在空间聚集。这是基于样本和个体稀疏曲线经验比较的一个典型模式。

4.2.3　沿着上升的物种累积曲线

从理论上看，确定一个集合中有多少物种才可以代表一个群落，意味着抽取越来越多的个体直到没有新的物种出现，并且这时物种累积曲线逼近一条渐近线。实际上，由于两个方面的原因这种方法通常是不可能的。首先，如果要达到一条渐近线，那么要求被采集的样本数量可能会是一个大得离谱的数目（Chao et al. 2009）。这个问题在热带地区是非常严峻的，那里的物种多样性非常高，同时稀有物种又非常多。例如，历时 30 年连续不断采样发现，在哥斯达黎加的拉塞尔瓦（La Selva）热带雨林中，一个蚂蚁群落的物种数持续增加，而在物种丰富度上现在仍然没有达到一条渐近线，每年总有一个或两个新物种被加入到这个目录清单中。在某些

情况下，这些种类已经在其他地点收集到，但是，在其他情况下它们对科学研究而言仍然是新的物种（Longino et al. 2002）。换言之，生物多样性样本，尽管是十分广泛的样本，但是通常未能揭示一个群落中完整物种的丰富度，只代表一条未标明里程碑的、终点不明确的缓慢上升的物种累积曲线。

物种累积曲线不能被用来直接测定物种丰富度的另一个原因是，野外采样中，我们很难进行随机样本采集。相反，经常用样带样点计数法记录单株植物或者移动的动物，或者用陷阱毒饵法、网具和浮游生物网从水、土壤和落叶丛中收集样本，和其他以针对特定分类群的抽样单元来采样生物个体的方法相比，这样的采样单元可以一次性采集多个个体（Southwood & Henderson 2000）。在适当的环境下，尽管这些样本可以被认为是相互独立的，但样本中累积的个体数并不代表独立的观测。虽然这些个体包含生物多样性“信息”（物种身份），但只有样本才能代表统计分析上的重复。当时间和空间自相关性被考虑后，这些样本可能是部分独立的。尽管如此，这种样本内生物个体不可避免的非独立性可以通过绘制一条第二类物种累积曲线，即所谓的基于样本的物种累积曲线加以克服。在这条物种累积曲线中，x 轴是样本的数量（图 4.1，上层的 x 轴），y 轴是累积的物种数量（图 4.1）。由于构建一条基于样本的物种累积曲线只需要物种身份而不是每个物种的个体数目，这类曲线绘制的是出现率的数据。这种方法也适合那些被认为是不连续个体的无性系和克隆物种。

4.2.4　物种丰富度与物种密度

一个样本（或者一组样本）所记录到的物种观察值对观察或采集到的个体数和样本数是非常敏感的，它们又受到有效采样面积的影响，在重复采样中也受到样本空间排列的影响。因此，许多被当作“物种丰富度”的测量指数是物种密度的有效指标，即在一个特定面积上的物种数。对于样方采样和其他在一个固定区域的采样方法，物种密度是用单位面积上的物种数来表达的。即使一个有明确位置坐标的陷阱（如陷阱诱捕），也可能隐含一个围绕着采样点的有效采样面积。

每当涉及采样，物种密度总是一个不易理解的概念，它常常被误用和误解。这个问题源于物种累积曲线的非线性。图 4.2 绘制了热带雨林 121 个土壤样本中，从休眠种子成长到籽苗的物种累积曲线，每个样本覆盖表面积为 17.35cm^2 和深度为 10cm 的土壤（Butler & Chazdon 1998）。x 轴标绘的是累积的土壤样本表面积。线 A、B 和 C 的斜率代表的是物种的密度，即观察到的物种数目（y）除以采样面积（x）。可以看出，物种密度并不是仅仅取决于面积，而是也取决于具体采样的面积大小。因此，我们不采用物种除以面积（或者除以其他表示采样强度的量，包括个体数目或者样本数目）这样的方法对两个或更多局部群落中的样本进行标

准化。用物种丰富度与采样面积的比率来估计物种密度时，当这个指数是用来推测较大的区域时，往往会过高估计物种密度，其偏差取决于采样面积的大小。

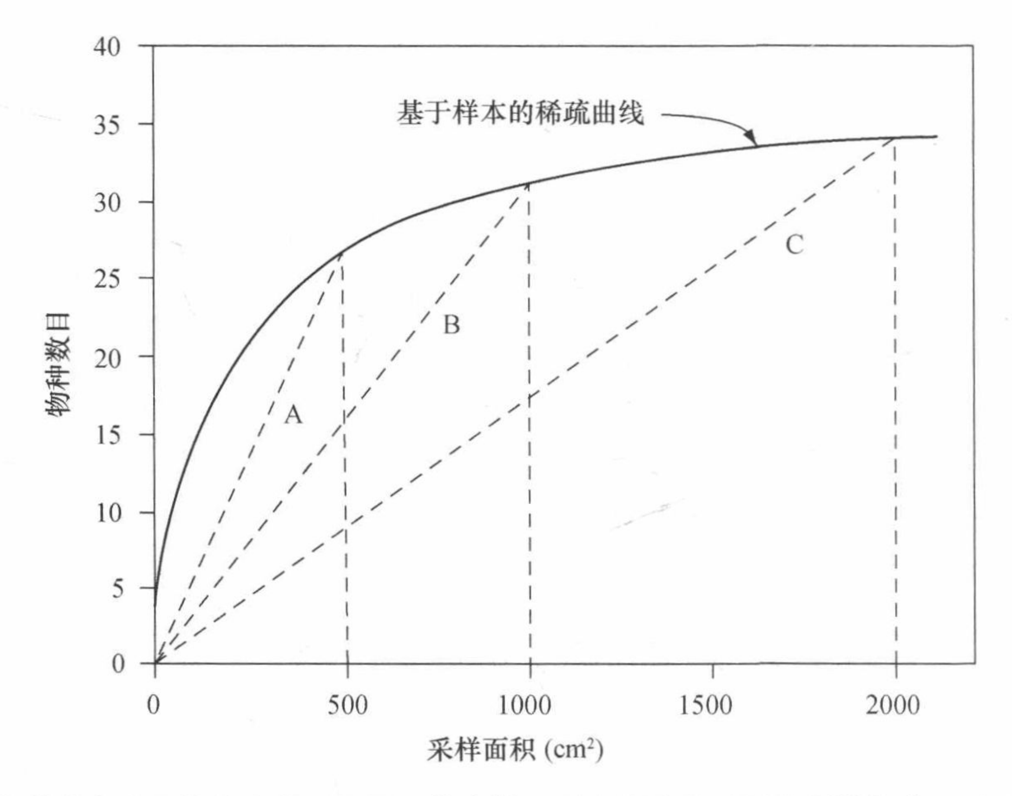


图 4.2　物种丰富度和物种密度不是同一件事情。图中实线是对于相同数据集的基于样本的稀疏曲线，就像在图 4.1 中一样，显示了热带雨林树苗的 1，2，…，m^*，…，121 个土壤样本的物种丰富度期望值，每个样本都覆盖了 $17.35cm^2$ 的土表面积和 10cm 的深度。物种丰富度（y 轴）是根据所有取样的土表面积（x 轴）绘制的。因为在这个曲线图中任意一点的物种密度是丰富度（y 坐标）和面积（x 坐标）的比值，所以线 A、B、C 的斜率分别为面积 $500cm^2$、$1000cm^2$、$2000cm^2$ 时对应的物种密度。很明显，对物种密度的估计取决于采样面积大小。当从较大取样面积外推时，所有物种密度斜率都高估了物种数目，而且物种密度估计是以不同面积之间没有可比性为基础的。

然而，有时候，生态学或者保护生物学学者出于对物种密度的兴趣，针对具体情况采用特定的采样个体数量。例如，如果面积大小和花费相同的两块区域之一可被购置作为保护区，在这个保护区尺度下的物种密度显然是一个有意义的变量。由于物种密度对面积是非常敏感的（而且，最终是对观察和采集到的个体数量敏感），因此把它分解为两个数量的乘积是非常有用的：物种丰富度（由一定个体数目 N 所代表）和总个体密度（在一定面积 A 上，不区分物种，所有的个体数目为 N）：$\left(\frac{\text{物种}}{\text{面积}A}\right)=\left(\frac{\text{物种}}{\text{个体数}N}\right)\times\left(\frac{\text{个体数}N}{\text{面积}A}\right)$（James & Warner 1982）。这种分解说明每个采样单元的物种数量既反映单位面积上的物种丰富度，又反映了采样的个体总数。如果两个样本在物种密度方面不同，那么是由于物种丰富度上的差别还是样本多度上的差别，或者是两种原因兼而有之？换言之，我们如何有意义地比

较采集到的物种丰富度数据？它可能既在个体数目上不同，又在收集的样本数目上不同。直到最近，许多学者仍然没有意识到这一问题。物种密度和物种丰富度之间的区别还没能被完全理解，许多论文采用标准的参数统计对物种密度进行比较，却没有说明采样的多度或者采样强度。

统计学上的一个解决方案是将多度、样本数目或者样本面积作为一个协变量，将它们作为多重回归分析或者协方差分析的一个变量。当没有原始数据（个体的计数量及其身份）时，这有可能是我们能够采用的最好方法了。例如，Dunn 等（2009）从许多公开发表的研究中整合了一个蚂蚁物种丰富度的全球数据库。为了控制取样效应，他们将单个采样的样本面积、样本数量和全部个体的总数作为回归分析中统计学的协变量。

无论如何，他们没有错误地用物种数除以面积，采集的个体的数目，或者其他方法来对不同样本的丰富度进行标准化。就像我们一直重复强调的那样，重新设置尺度会产生严重的扭曲：从小样本的物种密度推断大样本的物种数，会不可避免地高估物种数目（图 4.2 和 Gotelli & Colwell 2001 中的图 4-6）。

4.2.5　基于个体的稀疏化

物种累积曲线本身就暗示了一个直接比较两个样本之间丰富度的方法，这两个样本所采集的生物种类相同但个体数不同。假如其中一个样本有 N 个个体和 S 个物种，另一个样本有 n 个个体和 s 个物种。两个样本的个体数不同（$N>n$），通常它们所包含的物种数也不相同（$S>s$）。在这个称为稀疏化的过程中，我们随机标出 n^* 个体，从两个样本中的较大样本进行不放回的抽样（子样本），在这里 $n^*=n$，即等于其中较小样本的大小（这种从样本中进行不放回的二次取样不违反抽样过程不改变物种相对多度的假设）。计算多次重复抽取 n^* 个个体的物种平均数 $\overline{s^*}$，估计从较大的原样本中随机抽取的 n^* 个个体的期望值 $E(s^*|n^*)$（图 4.1，下层的 x 轴）。个体的随机重排序下 s^* 的方差也得到估计，同时估计了参数的 95%置信区间。该置信区间也可利用其自展值估计（Manly 1991）。

可进行一个简单统计验证来了解从较小的样本中观察到的多度 s 是否落在 s^* 的 95%置信区间，s^* 是从较大的样本中随机抽取的大小为 n 的子样本的物种丰富度期望值（Simberloff 1987）。如果观察值落在这个置信区间内，零假设为：较小样本基于所有 n 个个体的丰富度与从较大样本中二次抽样尺度为 n^* 的丰富度没有区别，因此不能在 $p\leqslant0.05$ 的水平上被拒绝。如果这个假设没有被拒绝，并且未稀疏样本和稀疏后的样本在物种的密度上存在差别，这种差别由两个样本之间个体数目的差异所导致。如果 s 不在 s^* 的置信区间内，这两个样本在物种丰富度上不同，这种差别就不能完全由多度或者抽样的不同来解释（在 $p\leqslant0.05$）。

稀疏化不仅可以被用来计算 s^*这个点的估计值，而且可以构建一个完整的从1到 N 个个体数的随机二次抽样的稀疏化曲线。稀疏化可以被看作在点[1，1]和点[S，N]内给出 n^*个个体（$1 \leqslant n^* \leqslant N$）的物种数期望值 $E(s^*|n^*)$ 的一个方法（Colwell et al. 2004）。逐渐将次级样本的大小从 $N-1$ 减少到1，基于个体的稀疏曲线的结果在某种意义上与相应的物种累积曲线相反，物种累积曲线逐渐地构建一个越来越大的次级样本。

因为这条基于个体的稀疏曲线取决于一个特定的样本，个体随机重排下 s^*的方差为0时，代表了这条曲线的两个极限值：仅有一个个体的最小值表示仅有一个物种，而最大值 N 个个体表示恰好是 S 个物种。

Hurlbert（1971）和 Heck 等（1975）从超几何分布中推导了 s^*的条件方差和期望值的解析解。与此相反，把这个样本（一小把软糖）作为一个大的群落（一罐软糖）的代表时，需要对无条件方差进行估计（从相同的罐子中重复取出的一小把豆形软糖之间的方差 $s^*|n^*$）。对于 N 个个体的完整样本来说，丰富度 S 的无条件方差必大于0，这反映了从完整的集合中抽取出同样大小的具有额外随机性样本的异质性。尽管 Smith 和 Grassle（1977）推导了 $E(s^*|n^*)$ 的无条件方差的一个估计，但它的计算复杂，已很少被使用。R. K. Colwell 和 C. X. Mao（准备投稿的文章中）推导出一个基于个体稀疏的无条件方差估计，这个估计是类似于 Colwell 等（2004）描述的基于样本稀疏的方差估计，会在下面进行探讨。

不管如何估计方差，两个样本稀疏后物种丰富度之间差异的统计学显著性部分取决于 n，即个体的数目。这个样本量大小依赖性的形成是由所有基于个体的稀疏曲线收敛于[1，1]点。因此，不管两个群落集合如何不同，如果 n 太小的话，那么基于随机抽取个体的样本所绘制的稀疏曲线都将不会出现统计学差别。在一些案例中，稀疏曲线可以在较高的 n 值处交叉，让统计检测的结果更加依赖于 n（如 Raup 1975）。

对多个样本的比较，每一个样本都可以被稀疏降到一个相同的多度，典型的情况是最小样本的总丰富度。在那一点上，有一系列 s^*的值，即一个样本一个值，它们可以被用作任何一种统计分析的响应变量，如方差分析和回归分析。这种方法假定稀疏曲线没有交叉（可由视觉评估），无论所用的多度水平如何，所以它们的排序保持不变。或者，来自同一集群的多个样本可以用于一个基于样本的稀疏化，这是我们接下来要描述的。

稀疏化在生态学和进化论中的应用有很长的历史（Sanders 1968；Hurlbert 1971；Raup 1975；Tipper 1979；Järvinen 1982；Chiarucci et al. 2008）。这一方法在20世纪六七十年代被提出，主要用于当样本具有不同的多度时来比较物种数目（Tipper 1979），但是相同的统计学问题，在几十年前就由生物地理学的学者所解决。这些学者想要估计物种数与属的数量的比率，以及其他分类群的多样性问题（Järvinen

1982）。

Brewer 和 Williamson（1994），以及 Colwell 和 Coddington（1994）指出，稀疏曲线可近似为 Coleman“被动式采样”曲线，

$$E(s^*) = \sum_{i=1}^{s}\left[1-\left(1-\frac{n^*}{N}\right)^{n_i}\right] \tag{4.1}$$

式中，i 表示从 1 到 s 的物种，n_i 为在整个样本中物种 i 的多度。作为一个对于物种-面积关系的零模型（参见第 20 章），Coleman 曲线假设，不同区域的岛屿随机地拦截个体并积累不同数量的物种（Coleman et al. 1982）。基于个体的稀疏曲线与 Coleman 曲线非常类似（尽管在数学上有区别，但是也只有轻微的一点区别）。这是由于岛屿相对面积为相对多度 n^*/N 的近似，N 为样本所有个体数，n^*为随机抽取样本的多度（Gotelli 2008）。

4.2.6　基于样本的稀疏化

基于个体的稀疏化计算群落的一个具有代表性的样本中采集 n^*个个体时的物种期望值，s^*。与此相反，基于样本的稀疏化估计 m^*个样本下的物种期望值 s^*，$1 \leqslant m^* \leqslant M$，是从一系列样本中任选的（没有放回的抽样），即全体的样本代表这个群落（图 4.1，上层的 x 轴）（Gotelli & Colwell 2001；Colwell et al. 2004）。没有再放回的重抽样不违背假设：采样本身的过程不改变物种丰富度的关系。基本的差异是，通过设计，基于样本的稀疏化保留了数据的空间结构，它能够反映种间和种内的空间聚集和隔离等过程（参见第 12 章）。

相比之下，基于个体的稀疏化没有保存数据的空间结构，并假定所有物种的个体完全随机混合。因此，对于基于样本的稀疏化，$E(s^*|m^*)$ 是集成 m^*个样本的物种期望值，它表述了相同的模式表达样本集所观察到的物种聚集、群居或分离格局。出于这一原因，基于样本的稀疏化是大多数生物多样性研究中对独立样本单元较为实际的处理方法。由于基于样本的稀疏化仅仅要求出现率数据，它还可以被应用于克隆生物或者是应用于样本中个体不易被区分和计数的生物种类。

在操作上，基于样本的稀疏化可以从一系列样本中进行随机的重复抽样，然后汇总成 m^*样本，进而计算平均值和条件（在特有的一系列样本上）方差及 s^*的 95%置信区间。此外，$E(s^*|m^*)$ 是由基于物种计数分布的组合方程得出的，计数的物种数目就是样本集中的 1，2，…，m^*样本中的观测数（Ugland et al. 2003；Colwell et al. 2004；关于这种方法的历史参见 Chiarucci et al. 2008）。Colwell 等（2004）还介绍了一个基于样本的 Coleman 稀疏模型版本，其结果与基于样本的稀疏曲线很近似。

Ugland 等（2003）从基于样本的稀疏化给出了物种估计的条件方差的一个表达式。Colwell 等（2004）推导了基于样本稀疏化的无条件方差，在推导中将一组

样本当作从一个较大的群落中抽取的样本，因此 S 在所有的 M 个样本和合并的样本上的方差取一个非零值。这个无条件方差［和它关联的置信区间（CI）］说明了重复的样本集的期望变异。以两个基于样本稀疏曲线的无条件方差为基础，对任何常见的样本数（或者个体数，如下所述），它们的丰富度是可进行比较的。利用特征值分解，Mao 和 Li（2009）开发出一个用于比较两条基于样本的稀疏曲线的复杂计算方法。这是一个可评估 m^* 的期望值的简单但合适的方法，不管这两个（经过适当计算的）置信区间是否重叠。如果这两个置信区间（根据无条件方差计算）是大致相同的，对于一个 $p<0.05$ 的第一类误差，合适的 CI 大约是 84%（Payton et al. 2003；84%置信区间的 z 值为 0.994 个标准差）。由于统计检测传统的 95%置信区间的重叠是较为保守的：丰富度值在 84%的置信区间也会有显著性差异，而 95%的置信区间对于同一对样本会有重叠，因此经常会显示出统计学上没有区别（Payton et al. 2003）。

在利用基于样本的稀疏比较样本集之间的丰富度时，需要避开的一个重要陷阱是，这种方法不能直接控制样本集之间总多度的不同。假如两个样本集来自同一个群落（集合），但是其每个样本的平均个体数量不同（系统的或随机的）。当根据样本数（x 轴）为一个每个样本都有着较高丰富度的样本集，绘制基于样本的稀疏曲线，那么它将会处在平均多度低的样本集上面，因为个体越多，对应物种越多。这个问题的解决方法由 Gotelli 和 Colwell 提出，在分析时首先要计算每个样本集的样本稀疏曲线和对应的方差（或者 CI）。其次，要用个体多度替代样本数目为 x 轴重新绘制累积曲线。这条重新绘制的曲线有效地将每一个基于个体的稀疏曲线的点向左边或者右边调整，具体取决于每个样本中个体的平均数目。Ellison 等（2007）用这种方法比较了对蚂蚁的不同采样方法的有效性，这些方法的样本平均个体数有很大的差别（例如，每个陷阱可诱捕两只蚂蚁，以及标准化手工采样的每个样本要大于 89 只蚂蚁）。要注意的是，如果基于样本稀疏是针对物种出现而不是物种丰富度，那么调整后的 x 轴是物种出现的数目，而不是个体数。

4.2.7 稀疏化的假设

为了严格地利用稀疏化方法来比较两个（或多个）样本或者群落的物种丰富度，应满足以下假设。

1）充足的采样。正如其他一些统计过程一样，检测统计学上差异的能力取决于是否有充足的个体数目或者样本数，尤其是当稀疏曲线需要收敛于起点时。尽管很难去给予具体的建议，但是根据我们的经验，稀疏曲线应该基于至少 20 个个体（基于个体的稀疏化）或者 20 个样本（基于样本的稀疏化），应尽可能多。

2）可比较的采样方法。因为所有的抽样方法都有其内在的和通常不被知道的

抽样误差，抽样误差会有利于检测其中的某些物种（参见第 3 章）。稀疏化方法不能够用来比较用两种不同的方法采集的不同群落的数据（如诱饵采样和陷阱采样，鸟的网捕法和点捕法）。然而，采用稀疏化法可以有效地比较同一地区不同采样方法的效率（Longino et al. 2002；Ellison et al. 2007）。并且，从不同的采样方法获得的数据可以汇集不同采样方法的数据以便最大化地解释这些用不同方法采集的物种［如 Colwell 等（2008）对蚂蚁进行的采样］。然而，用来比较两个群落的采样方法和合并程序必须是相同的。

3）分类单元的相似性。被两个样本代表的集合应该是分类学上的类似物。换言之，两个多度不同的样本具有相同的曲线形状，而它们的分类群不同，我们得不出较小样本是一个更大的样本的子集的结论。在当较小样本的物种组成好像全部是或者一部分是一个大的集合的子集时，稀疏化看起来是最有效的。现在已可以用更有效的方法直接检测物种组成上的不同（Chao et al. 2005）。

4）离散个体的封闭群落。采样的群落应该和与其连接的群落具有明确的界限。在单个样本中离散的个体一定是可以计数的（基于个体的稀疏），或者在多个样本中的物种一定是可检测的（基于样本的稀疏化）。

5）随机分布。基于个体的稀疏化假定样本中个体的空间分布是随机的。如果物种内个体在空间上是聚合的，那么基于个体的稀疏化会过高估计物种丰富度，因为它假设的是稀有种和常见种是完全混合在一起的。一些作者也修正了基本的稀疏方程，使其中包含了代表空间聚集的项（Kobayashi & Kimura 1994）。但这种方法很少成功，这是由于对于样本中的所有物种，难以独立地对模型中所有的参数进行估算（如负二项分布中的常量）。一种解决生物聚集的方法是增加对随机采样个体距离或者时间的设定，以此让空间或者时间的聚集不那么明显。另一个更好的方法是利用基于样本的稀疏化，再次利用取样面积，让取样范围足够大，以克服小范围取样的生物聚集。

6）独立的随机取样。个体和样本都应该被独立并随机地采集。在本章中描述的基于个体和样本的方法假设从自然采集样本不影响物种的相对多度（在统计学上，放回取样）。然而，如果这个样本大小对于所代表的集合相对较小（这是常常会出现的情况），那么这个结果会与放回或者不放回的样本收集相似。目前需要开展更多的研究来推导用于没有放回的样本的估计量，这对于能够代表大部分集合的样本很重要。不幸的是，正如我们之前所见，生物多样性数据很少真正由随机抽样的个体组成。相反，这些数据往往是一系列随机的和大致上独立的样本，这些样本包含多个个体。

4.2.8　估计物种丰富度的渐近线

把单个生物多样性样本的物种丰富度（或者一组样本组合后的丰富度）作为

丰富度与多度或者与样本数的曲线图中的一个起点（图 4.1 中曲线右端的点）。稀疏化相当于从一条物种累积曲线的末端反向的内插，估算因内插而生成的较少的个体或样本的物种丰富度期望值。相反，利用这个起始点去估计集合的完整丰富度，包括样本中没有检测到的物种，可看成沿着一条物种累积曲线假设的“向前”外推（Colwell et al. 2004 的图 4）。两种外推有两个不同的目标：①估计一个较大样本的丰富度；②估计一个集合的总丰富度，视为累积曲线的渐近线。一旦达到这条渐近线，那么这条物种累积曲线为水平线，即使补充取样也不会产生任何新的物种。

为什么物种累积曲线会有一条渐近线？而在一个大的地理尺度上，却没有这样一条渐进线；较大面积的物种以一个恒定的或者增大的速率累积，因为扩大的采样面积包括了多样化的生境类型，这些新出现的生境又包含特有的物种集合（参见第 20 章）。这导致了物种累积曲线一直增长，不会达到一个最终的渐近线，除非接近生物圈的总面积。物种周转或更新的问题是 Jost 等在第 6 章和 Magurran 在第 7 章研究的内容。本章我们着重研究小空间尺度上对物种丰富度的估计。在这一尺度上有渐近线是一个合理的假定，采样本身的问题要比生境镶嵌和空间异质性所导致的物种周转问题更为重要（Cam et al. 2002）。在统计学上，我们假设样本是从群落中随机和独立采集的，样本在时间和空间上采集的顺序是不重要的。实际上，样本顺序的无关性被一些生态学家用来诊断样本类型是否适用于当地物种的丰富度评估指标（Colwell et al. 2004）。

估计物种丰富度渐近线最直接的方法是拟合一条稀疏曲线或累积曲线的渐近线数学函数［如 Michaelis-Menten 函数；Keating 和 Quinn（1998）］。这个方法至少要追溯到 Holdridge 等（1971），他们用一个负二项函数去拟合物种累积曲线，用来比较两个不同样地哥斯达黎加树种的丰富度。在那之后，探讨了许多其他的渐近线函数［由 Colwell 和 Coddington（1994）、Flather（1996）、Chao（2005），以及 Rosezweig 等（2003）进行了评论］。不幸的是，这种严格的表达方法尽管不需要对抽样方案和物种的多度分布进行事先假设，但其实际应用的效果并不好。两个或者更多的函数可能都能很好地拟合一组数据，但是会产生完全不同的对渐近丰富度的估计值（Soberón & Liorente 1993；Chao 2005），并且对于渐近线的方差估计必然很大。残差分析通常显示，流行的函数不能正确地拟合实际物种累积曲线的形状（O’Hara 2005），并且这种曲线拟合方法总是比其他方法表现差（Walther & Mooer 2005；Walther & Morand 2008）。基于这些原因，我们并不推荐拟合渐近线数学函数作为估计一个群落的全部物种丰富度的手段。

在混合模型中，物种丰富度或者出现分布由统计分布的加权混合来模拟，模型提供了一个完全不同的非参数方法去将实际的稀疏曲线外推到较大的样本（或者是一个较大的样本集）［Mao 等（2005）、Mao 和 Colwell（2005）及 Chao

(2005)进行了评论]。例如，Colwell 等(2004)用一个二项式的混合模型模拟基于样本的稀疏曲线。然而，这个模型只对观察样本的 2 倍或者 3 倍大的样本有效。超过这个点 2～3 倍的量时，物种数估计值的方差快速增加。除非初始样本非常大，否则外推到曲线的一个渐进值时需要初始样本的 2 倍、3 倍甚至更大倍数的样本量(Chao et al. 2009)，所以这个方法并不总是可行的，尤其是对极其多样化的分类群来说(Mao & Colwell 2005)。

另一经典的估计丰富度渐近值的方法是拟合一个物种多度分布(参见第 9 章)。该方法基于单个样本，拟合一个参数分布的一段，然后估计分布中“丢失”的部分，它对应于集合中未检测到的物种。Fisher 等(1943)发明了通过拟合一个几何级数去研究一个大的用光诱捕到的蛾类样本的方法。对来自一组重复样本的相对出现率分布可以进行同样处理(Longino et al. 2002)。这类方法中应用最广的物种多度分布是对数正态分布(图 4.3)及其变种[从 Preston(1948)到 Hubble(2001)]，其他分布(几何级数、负二项式、γ、指数函数、逆高斯分布)也有应用。拟合对数正态的难点也已经被广泛地讨论过了(如 Colwell & Coddington 1994; Chao 2004; Dornelas et al. 2006; Connolly et al. 2009)。这种方法与拟合参数函数进行外推有一共同的局限性：两个或者更多的物种多度分布可同样程度地拟合数据，但是对群落丰富度的预测却差别很大。除此之外，拟合最好的物种多度分布可能是个并不能够用来估计未检测到的物种的分布形式，如广泛应用的对数分布(Chao 2004)。

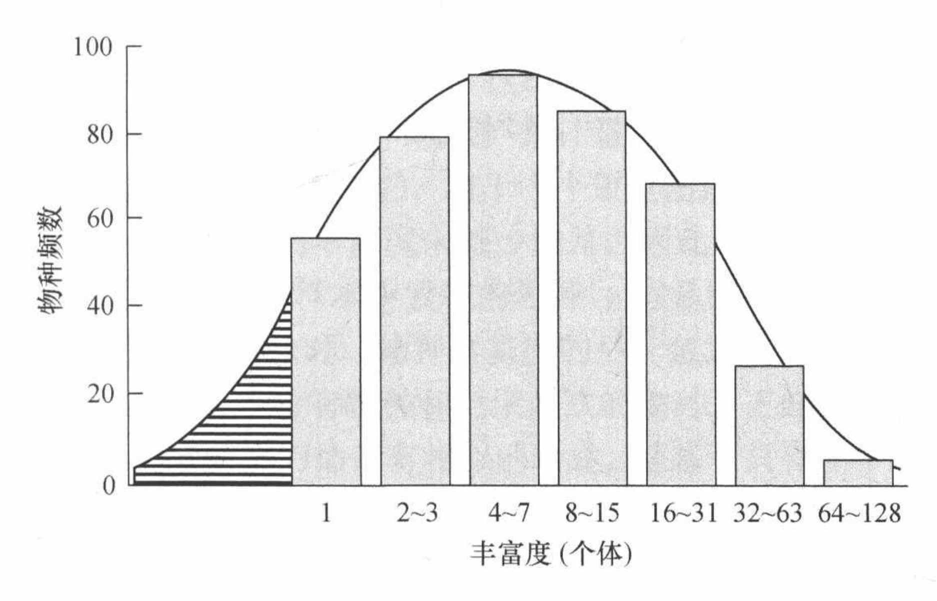


图 4.3　物种丰富度的渐近线估计，用一个对数正态分布对一个物种多度分布进行拟合。该图显示的是来自哥斯达黎加热带雨林长期调查的物种清单中(Longino et al. 2002)，在每 7 个对数标度的多度分类等级上(总计收集的 435 个物种)蚂蚁的物种数目。未检测到的物种数目(21 个额外的物种)是通过图上左面由水平剖面线代表的面积估计的，从而产生一个预测完整的 456 个物种的丰富度。

参数方法的局限性激发了丰富度的非参数估计方法的发展，它不需要假定一个潜在的物种多度分布，也不需要拟合事先确定的模型（Chao 2004）。在过去 20 年，这些估计的应用急剧增长，这是由于物种丰富度已经成为生物多样性调查和保护问题的焦点，同时也是有关自然生态系统中物种丰富度的起因和结果的基础性研究课题。在框 4.1 中，我们已经列举了 6 种应用最广泛和表现最好的估计。框 4.1 中的所有估计都依赖于 Alan Turing 和 I. J. Good［依据 Good（1953，2000）的报道］在第二次世界大战期间发现的基本原理。他们破译了德国国防军恩尼格玛密码机的军用代码：在一个样本或者样本集中最珍稀物种的多度或者频率可以被用来估计未检测到的物种频率。在框 4.1 中的所有估计通过加入一项变量来校正观察到的丰富度 S_{obs}，这一项变量是由一个多度样本中只有一个个体的种类，只有两个个体的种类，或者只有少数几个个体的种类信息所决定的。对于出现率数据，所增加的这一项变量基于只出现在一个样本中的种类，或出现在两个样本中的种类，或者是由一些重复出现在较少样本中的种类信息所决定的。

图 4.4 显示这些估计中 Chao2 的估计情况，基于随机抽取的 m^*样本，估计图 4.1 的种子库数据集的渐近线丰富度。这个估计在大约 30 个样本后达到稳定。当汇集了所有 121 个样本时，估计显示仍有额外的一或两个物种未被检测到。

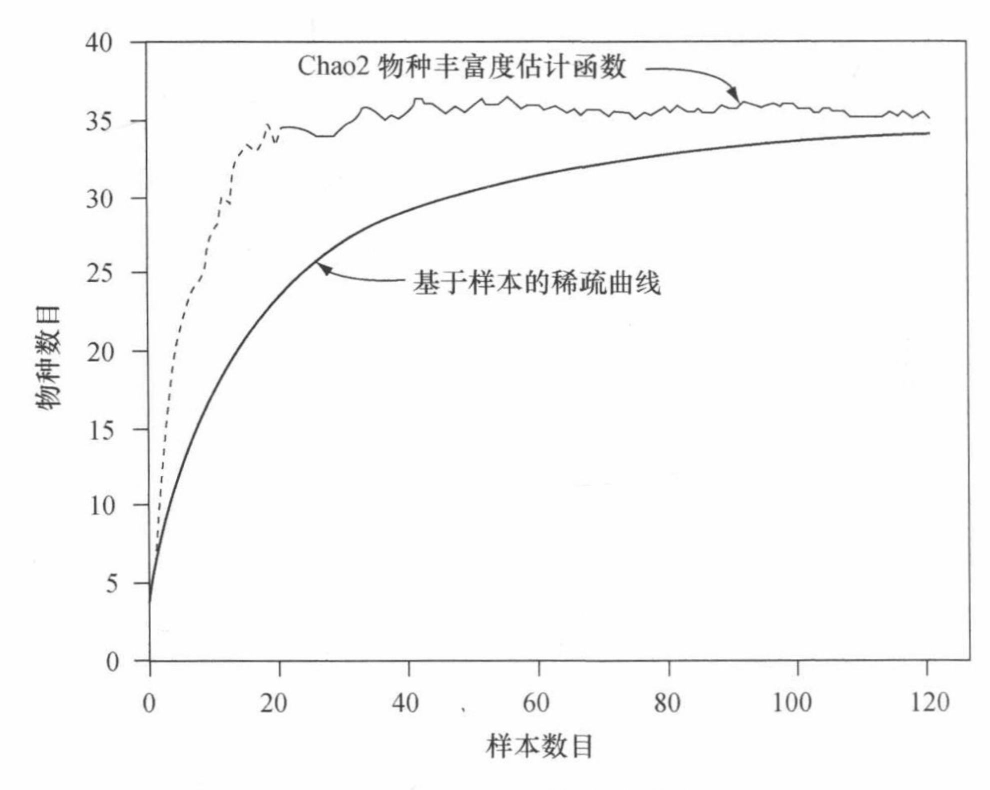


图 4.4　对于图 4.1 的种子库数据集，由 Chao2 非参数丰富度估计量估计的物种丰富度渐近线。 Chao2 的标绘值是用 100 个样本顺序随机化的均值。这个估计量在仅汇集了 30 个样本后就达到稳定。当所有 121 个样本已经被汇集后（检测到 34 个物种），这个估计认为仍然有一或两个额外的物种未被检测到。

框 4.1 中的 4 个估计（Chao1、ACE，以及两个基于个体的折刀法估计）是适合于多度数据的；而其余的需要重复出现数据类型。在生物学应用中，大多数基于出现数据的估计最先被发展出来时是用于群体大小估计的标记重捕法的。在生物多样性的一组样本中，包含物种 *X* 的样本数目相当于在标记重捕法中标记的个体 *X* 再次被捕获的数量。在物种丰富度估计中，物种的完整集合，包含那些在样本集中没有被检测到（但是很容易检测到）的物种；同样，在种群规模的估计中，总的种群大小也应包含那些从未捕获的个体（对捕获敏感）（Boulinier et al. 1998；Chao 2001，2004）。

在 Chao1 和 Chao2 公式简洁的背后有着一个严格的统计学理论来说明它们都是对最小丰富度的稳健估计（Shen et al. 2003）。ACE 和 ICE 都是以估计样本涵盖率为基础的，群落丰富度的比例是由单个多度样本（ACE）或者在重复发生样本集（ICE）中的物种表示的。通过变异系数项将估计值调整为实际物种多度（或者出现率）分布的“展度”（Chao 2004）。Chao1 和 Chao2 估计还为生物多样性取样提供了启发性的直观“停止准则”：当抽出的样本中所有的物种在样本中至少有两个个体（或者样本）时，那么不会有新的物种出现了。对这个方法进行扩展，Chao 等（2009）基于我们已有的样本，提供方程和简单的电子表格软件用于计算要获得物种丰富度渐近线的 100%（或者任何其他比例）需要采集多少额外的个体。Pan 等（2009）最近已经扩展了 Chao1 和 Chao2，用来估计多个集合中共有物种的数量。

折刀法是一项通用的统计技术，该技术通过去除集合中的部分数据和重新计算简化样本的估计量来降低估计的偏差。在这项技术的应用中，观察到的物种数目是一个完整集合多度的有偏差的（较低）估计量（Burnham & Overton 1979；Heltshe & Forrester 1983；Chao 2004）。对于一个重复出现 *m* 次的样本集，第 *k* 阶折刀法通过估计 $m-k$ 个样本的丰富度来减少偏差。因此一阶折刀法（Jackknife1）仅取决于特有物种（仅在一个样本中发现的物种），这是因为只有当包含这些物种之一的样本从样本集中被删除时，物种丰富度的估计值才会改变。同样，二阶折刀法（Jackknife2）只取决于特有物种和记录两次的物种（正好在两个样本中发现的物种）。对于基于多度的折刀估计有相似的表述，是基于只有一个个体和两个个体的物种的估计（Burnham & Overton 1979）。这些估计可以通过在基于出现率的估计公式中让样本的数目 *m* 趋于无限而推导出来。

4.2.9　比较物种丰富度渐近线的函数

已提出的不同的渐近线估计中，哪一个会被生态学家应用到他们的数据中呢？理想的估计应该是无偏（它既不能过高又不能过低地估计渐近线的物种丰富

度），精确（来自于同一集合的重复样本应该有相近的估计值），并且高效的（需要相对较小的个体数或者样本数目）。尽管有很多评估偏差、准确度和效率的方法（Walther & Moore 2005），但是对所有的数据集来说，现有的估计量中没有一个可以同时满足所有的这些条件。大多数估计量是有偏差的，因为它们习惯性地低估真实的多样性（O'Hara 2005）。Chao1 估计被正式推导出来作为丰富度的下限（Chao 1984），但是所有的估计都应该被当作估计物种丰富度的下限。物种丰富度渐近线的估计量常常是不准确的，这是由于它们通常具有大的方差和置信区间，尤其是对小样本来说，这种不准确性是不可避免的。依据必然性，这些估计量代表超过数据限制的外推。作为对比，稀疏化估计通常有较小的方差，因为它们是在观测数据范围内的插值。然而，如前所述，通过稀疏法估计的无条件多度方差总是大于单个样本（或者样本集）上的条件方差。最后，大多数的估计是无效的，并且显示“抽样蠕变”：估计的渐近线本身随着样本的尺寸而增加，这说明对于估计值来说样本还没有大到能够使其达到稳定状态的程度（如 Longino et al. 2002）。

两种策略可能用来比较不同估计量的表现质量。第一个策略是利用一个已经全部采集（或者几乎采集完）的小面积上样本的数据，并且定义这个集合作为样本采集的全集。就像在稀疏化中，这组数据的一个随机的二次抽样可以随后被用来计算渐近线的估计量，并且将它们与在图中已知的多度相比较［该方法由 Pielou（1975）最先提出，但 Colwell 和 Coddington（1994）将其普及］。例如，Bulter 和 Chazdon（1998）在哥斯达黎加的热带雨林中用一个 10m×10m 的网格，从划定的 $1hm^2$ 中的 121 个土壤样本中收集种子，获得 952 个个体幼苗代表总共 34 个树种（图 4.1）。Colwell 和 Coddington（1994）随机地稀疏化这些数据，通过多次合并 m^*个样本（$1 \leqslant m^* \leqslant M$），同时发现 Chao2 指数（图 4.4）和二阶折刀法估计量对小的 m^*有最小偏差，随后是一阶折刀法和米氏方程的估计。Walther 和 Morand（1998）对 9 个寄生数据集应用相似方法，发现 Chao2 和一阶折刀法的估计表现最好。利用偏差、精度和准确度的不同定量方法，Walther 和 Moore（2005）整合了 14 个研究结果来比较不同估计的表现。结论是，对于大多数的数据集来说，非参数估计量（主要是 Chao 和折刀法估计量）的表现效果要好于渐近线函数和其他参数估计函数的外推。

对于比较多样性估计的第二个策略，在计算模拟景观中个体的空间分布格局时，调查者给出真实的物种丰富度、相对多度。然后这个程序随机采集个体和样方，就像一个生态学家在野外实地调查中所做的一样。随后计算估计量，再比较其估计出的这片区域上的“真实”物种丰富度。这种模拟也可用来探索空间上的聚集和离散、采样效率，以及样方大小、样方采集点的布置的效应。Brose 等（2003）提出了迄今为止对这类模拟最为透彻的分析。在他们的分析中，表现最好的估计量取决于等级多度分布的相对均匀度、采样强度和真实物种丰富度。就像在实际

调查中那样（Walther & Moore 2005），对于这些模拟群落而言，非参数估计的表现要好于渐近线外推的估计（基于截断分布函数的参数估计不在考虑范围内）。一个鼓舞人心的结果是环境梯度和空间自相关（在一些空间尺度上所有生物多样性所具有的特征）对估计的表现没有严重的影响。这些结果与 Hortal 等（2006）报道的结果一致，他们汇总了在不同空间分辨率下的实际数据集，发现非参数估计不会受采样空间尺度的明显影响。O'Hara（2005）采用了一个使用实验数据和模拟群落集合的混合方法。他首先用负二项分布和泊松对数正态分布拟合两个广泛（但是不完全）的飞蛾观测数据集。他用这些拟合模型生成样本数据来比较非参数估计函数、参数估计函数和外推的渐近曲线。在另外的研究中，真实的物种丰富度要大于由估计公式预测的值。在每个对比中，只有一个参数估计的 95%置信区间包含真实的多度。美中不足的是，只有当使用“正确的”物种多度分布时，这种方法的效果才会很好。换言之，调查人员应该提前知道负二项分布、泊松对数正态分布，或者一些其他的分布哪一个是正确的（这就违背了使用非参数估计的初衷）。不幸的是，尽管对该问题研究了数十年，人们对物种多度分布的一般形式仍然没有达成共识，并且基于这些物种多度数据的分布拟合和估计是极为困难的（参见第 10 章）。我们希望在未来的工作中可以获得更好的物种丰富度估计。目前，在实际数据的比较中，非参数估计仍然有最好的表现，并且它们也简单、直观和容易使用。

4.2.10　估计样本数据物种丰富度的软件

估计样本数据的物种丰富度的免费软件工具包如下：

- EstimateS (Colwell 2009)：http://purl.oclc.org/estimates
- EcoSim (Gotelli & Entsminger 2009)：http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm
- SPADE：http://chao.stat.nthu.edu.tw/softwareCE.html
- VEGAN (for R)：http://cc.oulu.fi/~jarioksa/softhelp/vegan.html

4.3　展望

物种丰富度的估计要求特定的统计程序去说明在采样强度和多度上的差别。对于不同集合（群落）之间的物种丰富度比较，我们建议采用无条件方差，基于样本稀疏化方法，并针对采样个体数进行校正。对于小的群落来说，就从野外采样后不放回的数据而言，稀疏化方法是必要的，多个样本中共有物种数量的额外估计也是一样的（与 Chao 进行了交流）。对于许多数据集而言，目前对未检测到的物种的估计方法看起来大体上都低估了现存的物种数，但最好的方法还是降低

了物种实际计数中固有的采样偏差。在实际数据的比较和基准普查上，与参数估计或者曲线外推相比，非参数估计（如 Chao1、Chao2）表现最好，这些非参数以较为严格的抽样原理为依据。

4.4 要点

1）生物多样性的采样是一项劳动强度大的活动，并且采样往往不足以检测一个集合中所有的甚至是大多数的物种。

2）物种丰富度的估计对抽取的个体数目、样本数、大小及空间排列都是十分敏感的。

3）估计值对采样强度的敏感性，不能通过物种数与采样计数的个体、样本及其他采样强度指标的一个比值转换来加以说明。

4）基于样本和基于个体的稀疏化方法提供了在相等个体和样本数的条件下有意义的比较。

5）物种丰富度的非参数估计，利用在一个集合中稀有物种的信息去调整存在但是未被检测到的物种数目，这也是估计集合中最小物种数的最可行的途径。

致谢

N.J.Gotelli 感谢美国国家科学基金会项目 DEB-0107403 和 DEB 05-41936 对建模和零模型研究的支持。R.K.Colwell 的研究是由 NSF DEB-0072702 资助的。

第 5 章

物种多样性的测量

Brian A. Maurer, Brian J. McGill

5.1 引言

生物多样性最引人注目的一个方面是每个生物个体都会被划入一个相对独立的单元，即物种。尽管它们被称作一个物种，但有许多不确定性，一个物种代表一个独特的遗传谱系，种内的个体以类似的方式与周围环境相互作用并且在繁殖上兼容。由于理论和实践原因，人们通常希望知道在一个时空特定区域内能发现多少个物种（第 4 章），以及同一群落内这些物种的相对多度（第 9 章）。这似乎是个相对简单的目标，然而，由于在测定物种多样性时存在许多不同的生境，情况变得很复杂。正因为如此，提出了许多量化生物多样性的方法（框 5.1）（Pielou 1975；Krebs 1989；Magurran 2004）。过多的指标使得评估一定具体条件下哪种指标更合适变得困难。被广泛使用的是一些最常见的指标，主要是因为过去已经有人使用过，而不是因为这些指标提供了有用的信息。

框 5.1　物种多样性和均匀度的测量

有许多基于概念的描述符，如均匀度、多样性，或者优势度，它们不是基于任何一个概率分布推导而来的。当然，基于概率分布的许多参数同样能够符合这些目的（框 9.2）。贯穿本节的符号有：N_i是排序后第 i 个物种的多度（所以N_1是最高的物种多度），S是观察到的物种数目，而N是总多度（$N=\sum_{i=1}^{s}N_i$），p_i是物种 i 的多度与总多度的比值（$p_i=N_i/N$）。S_i是物种多度为 i 的物种的数目，所以S_1是具有单个个体的物种数目。为了规范化，我们试着把具有相似目标的指数分为一组并且使用一致的符号。

个体数目（N）——个体的总数目。这是另一个易于计算但是很有用的描述符。注意在中性理论中 N 经常是通过 J 表示的，但是在这里我们用更加传统的 N 表示。

Ⅰ. 丰富度指数（S）

丰富度（S）——物种丰富度：在样本中确定的物种总数。它是群落构成中最简单的描述符。

Margalef 多样性（$S_{Margalef}$）——Margalef（Clifford & Stephenson 1975）发现物种丰富度随着 N 的增加而增加，其增长是非线性的，大致上是随着 N 对数线性地增长：$S_{Margalef}=(S-1)/\ln N$。

Menhinick 多样性（$S_{Menhinick}$）——同样（Clifford & Stephenson 1975），Menhinick 提出通过 N 的平方根来调整物种丰富度：$S_{Menhinick}=S/\sqrt{N}$。

Chao 估计的多样性（S_{Chao}）——测量物种丰富度 S 的另一种方法，可用具有不同大小 N 的样本间的比较，它是外推到一个无穷大样本的丰富度。Chao（1987）提出了一个简单而稳健的估计：$S_{Chao}=S+S_1^2/(2S_2)$。

Chao 估计的方差——Chao 提出了 S_{Chao} 的方差解析，它可以用来对 $S_{Chao}(S_{Chao}\pm 1.96\sqrt{S_{ChaoVar}})$设置误差线，而且它是由 $S_{ChaoVar}=S_2[(S_1/S_2)^4/4+(S_1/S_2)^3+(S_1/S_2)^2/2]$得出的。

Ⅱ. 多样性指数（D）

多样性通常被认为是丰富度和均匀度的函数，不均匀的生物群落会比其丰富度所指示的多样性要低。（对于多样性的贡献而言，计数只有一个个体的物种是否应该与优势种一致？）

Shannon 多样性（H'或者 $D_{Shannon}$）——Shannon 的信息理论可以用来计算在一个群落中的信息量，而作为多样性的估计。有一个针对有限大小群体的计算公式，被称为 Brillouin 指数（本书的方程 5.9），但通常不被采用。$D_{Shannon}=-\sum P_i \ln P_i$。

Simpson 多样性（$1/D$ 或者 $D_{Simpson}$）——Simpson 发现，$D=\sum P_i^2$给出了从一个无限的群落中抽取的任意两个个体属于同一物种的概率。它首先被应用于种群遗传学中，获得两个相同的等位基因概率。同样，D 是多样性的倒数，还有其他形式的倒数可以用于构建一个多样性指数。尽管变化包括 $1-D$（与种内变化和下文 Hurlbert 的 PIE 有关）和$-\ln(D)$（与 Hill 测量 H_2 有关）都已经被使用过，但是最常用的方法（如 MacArthur 1972）是将均质性转换为多样性，

即 $D_{\mathrm{Simpson}}=1/D$。

Hurlbert 多样性（1-PIE 或者 D_{Hurlbert}）——Hurlbert（1971）认为，在生物学上一个有意义的多样性指数应该给出两个物种的相互作用为种间相互作用的概率（PIE=1−D=种间相遇的概率）。对有限样本大小进行修正后，我们获得：$D_{\mathrm{Hurlbert}}=1-\sum(n_i/N)[(n_i-1)/(N-1)]$。

多样性数（$D_{\mathrm{Hill},\ \alpha}$）——Hill（1973）提出以优势度为基础，利用基于信息准则来获得"加权的"物种计数量。可参见第 6 章。这个经过加权的计数量 H_α，是通过选择一个合适的 α 值，用小的 α 对大部分稀有种加权，而用大的 α 对大部分常见种加权。这里要注意的是，Hill 数是方程 5.6 中给出的 Renyi 熵的指数：H_α =exp（R_α）。这组测量指数包括特殊情况下许多常见的指数。$H_{-\infty}=1/p_s$（最稀有种的相对多度的倒数），$H_0=S$，$H_1=\exp(H')$，有些人认为应该用这些指数而不是 H'（H'是上文的 Shannon 多样性或者是 D_{Shannon}），$H_2=1/D$（如上文的 D_{Simpson}），$H_\infty=1/C_{\mathrm{Rel}}$（Berger-Parker 指数的倒数）。Kempton（1979）发现在 0 和 0.5 之间的 α 对不同群落的实际数据有最好的识别度：$H_\alpha=[\sum P_i^\alpha]^{1/(1-\alpha)}$。

Ⅲ. **均匀度指数（E）**

均匀度是衡量在一个群落中物种之间在多度上有多大差别的指数（Smith & Wilson 1996）。如果一个群落中所有的物种都有相同的多度，那么这个群落将是完全均匀的。所有自然的群落都是高度不均匀的，所以均匀度是一个相对指标。多数均匀度指数的范围是从 0=最大的不均匀到 1=完全的均匀。

Shannon 均匀度（J'或者 E_{Shannon}）——如果多样性是一个丰富度和均匀度的组合，那么去除丰富度应该就会产生均匀度。这是 Shannon 均匀度指数背后的逻辑性；当所有的物种有相等的多度时有最高的 D_{Shannon} 值，即等于 ln（S），所以除以 ln（S）会得到一个从 0 到 1 的指数。$E_{\mathrm{Shannon}}=D_{\mathrm{Shannon}}/\ln(S)$。

Simpson 均匀度（$1/D/S$ 或者 E_{Simpson}）——Simpson 的多样性具有相同的逻辑，产生 $E_{\mathrm{Simpson}}=D_{\mathrm{Simpson}}/S$。

Camargo 均匀度（或者 E_{Camargo}）——可能的最大均匀度是当 $P_i=P_j=1/S$ 时，所以 Camargo 等（1993）提出了对这个理想状态偏离的直接测量。$E_{\mathrm{Camargo}}=1-\sum|P_i-P_j|/S$，总和是 i=1⋯S，j=i+1⋯S。

Smith-Wilson 均匀度（E_{var} 或者 $E_{\mathrm{SimthWilson}}$）——Simth 和 Wilson（1996）评估一组均匀度指数，并且对它们的关键性质进行评估。他们界定的两个关键

性质是其值在 0 与 1 之间和独立于所采用的测量单位（生物量的均匀度以克为单位测量，应该等于以千克为单位测量的均匀度）。他们建立了针对这些准则的一个很好的指数，即所谓的 E_{var}。这个公式是以多度对数的方差为基础的（集中在多度对数的平均值上），然后适当调整到 0～1 范围内：

$E_{\text{SmithWilson}} = 1 - \frac{2}{\pi}\arctan[\frac{1}{S}\sum(\ln(n_j) - \mu_{\ln})^2]$，其中$\mu_{\ln} = \frac{1}{S}\sum\ln(n_i)$。

RAD beta 或者 NHC 均匀度（E_{NHC}）——长期以来把等级多度分布（RAD）的斜率作为均匀度测量的值（一个水平线会代表一个完美的均匀度）。Nee、Harvey 和 Cotgreave（Nee et al. 1992）提出用穿过 RAD 的点的回归线的斜率测量均匀度的方法，这个值在（−∞，0）。一些作者（如 Smith & Wilson 1996）将它重新调节到 0 与 1 之间，也就是−2/arctan（β），但是我们更加喜欢保持具有简单的几何意义的 β，β 是对数多度与重新调节分级（除以 S，所以分级从 $1/S$ 到 1）的 OLS 斜率。同上，$E_{NHC}=\beta$。

多样性数的比值（E_{Hill}）——利用多样性数 H_α（Hill 1973），一个可以获得不同多样性数的比值 $E_{\alpha,\beta}=H_\alpha/H_\beta$，来表达一个生态样本中物种之间的均匀程度。最自然的情况是 β=0，这时 $H_0=S$，它是所有 α 中 H_α 的最大值（即在一个最平均的群落中 $P_i=N/S$）。例如，$\log(H_2)/\log(H_0)$给出了 Shannon 均匀度指数。

Ⅳ. 优势度或者常见种指数

优势度是对一个或者少数物种在群落中的数量优势的测量（McNaughton & Wolf 1970）。在某种程度上，它是均匀度的倒数，但是它特别关注物种多度分布（SAD）的右侧（非常常见的种类）。

绝对优势（C_{Abs}）——最简单的优势度测量就是简单的 N_1，多度最高的物种多度。尽管可能看起来 N_1 会太依赖于总多度 N，以至于使它显得没什么作用，但是在一些系统中即使当 N 改变时，N_1 也可以保持令人惊讶的恒定。$C_{Abs}=N_1$。

相对优势度（Berger-Parker）（C_{Rel}）——校正受 N 影响的最简单方法就是除以 N，得出多度最高物种的相对多度 p_1（Berger & Parker 1970）。$C_{Rel}=p_1$。

麦克诺顿（McNaughton）优势度（$C_{McNaught}$）——McNaughton（1970）建立了一个更加稳健的测量方法，是通过观察两个多度最高的物种的相对多度（并重新调节到 0～100），它较少受一个单个物种的异常影响。由 Misra 和 Misra（1981）提出了一个相似的测量方法，但其基于三个多度最高的物种的多度指数：$C_{McNaught}=(p_1+p_2)\times100=[(N_1+N_2)/2N]\times100$。

Ⅴ. **稀有种指数（R）**

稀有度与优势度指数相反，是关注稀有物种的评估方法。因为多度的最小值是 1，所以稀有度指数关注具有特定多度的物种数目，不同于常见种指数，常见种指数强调特定物种的多度。

对数偏斜（R_{LogSkew}）——偏斜是概率分布的第三阶矩，用来检测分布的不对称性。向右边的偏斜（正值）表明有更大的概率在右边（多度更高）。向左边的偏斜（负值）表明有更大的概率在左边。所有物种多度分布在算术尺度上具有很强的右倾性，所以更加有趣的测量方法是对数标尺上的偏斜。这个指数测量了相对于对数正态分布的非对称性。负值表明有大量的稀有种（McGill 2003）。

$$R_{\text{LogSkew}} = [\sum(\log(n_i) - \mu)^3/S]/[\sum(\log(n_i) - \mu)^2/S]^{3/2}S\,/(S-2)\sqrt{[(S-1)/S]}$$

其中 μ 是$\log(n_i)$的平均数。

单体百分比（$R_{\text{Singleton}}$）——一个简单的测量稀有物种的方法就是统计单个体物种的数目。$R_{\text{Singleton}}=S_1$。

1%稀有度（$R_{1\%}$）——就像前两个优势度的测量，$R_{\text{Singleton}}$仅仅关注一个等级的多度，有可能使它变为一个（背景）噪声指数。如果采用多个多度等级，可以避免这个问题。这里的挑战是把哪一个物种看作稀有种。一个简单的方法是：定义每个物种多度占总多度的比例低于 1%的物种都是稀有种。这个方法的主要缺点是：如果 $N<100$，那么没有一个物种的多度比例会小于 1%。这种方法只适用于当 N 的值至少是数百的时候。$R_{1\%}=(S_1+S_2+\cdots+S_T)/S$，其中 T 是小于 $0.01\times N$ 的最大整数。

5%稀有度（$R_{5\%}$）——另一种范围更广阔的方法，定义当 $N>20$ 时都可以进行测量，如果一个物种的多度小于 N 的 5%，那么它就是一个稀有种：$R_{5\%}=(S_1+S_2+\cdots+S_T)/S$，其中 T 是小于 $0.05\times N$ 的最大整数。

稀有度百分比 N/S（$R_{N/S}$）——5%和 1%都是相对于 N 来界定的，而没有涉及 S。按照这个定义，1000 个个体中有 500 个物种的话肯定会有很多的稀有物种，但是 1000 个个体中有 10 个物种的话可能会有很少的稀有种。对这个问题的一个简单校正方法，就是如果它的多度是$<N/S$，那么它就是稀有种。N/S 产生一个物种的平均多度。由于较强的向右倾斜性，平均多度肯定会高于中间（第 50 个分位数）多度，因此普遍较大。$R_{N/S}=(S_1+S_2+\cdots+S_T)/S$，其中 T 是小于 N/S 的最大整数。

Ⅵ. 半参数指数

一些指数不是框 9.1 中所列出的概率分布的参量，但可能与这些概率分布相关或者是其他一些概率分布的参考。

Fisher's α（α **或者** S_{Fisher}）——对数级数分布参量被称为 c，但是对于在框 9.2 中讨论的对数级别，α 可以通过一个 N 或者 c 的函数来计算：$\alpha=N(1-c)/c$。尽管通常小于（一个 2～10 的因子）S，但它与 S 有极强的相关性。它已经被推荐作为一个独立于样本大小的丰富度的估计（Rosenzweig 1995）。

对数正态的变异系数——就像在对数正态分布（框 9.2）部分的讨论一样（见 Limpert et al. 2001），变异系数 CV=μ/σ 不是一个参数，但它是对数正态分布的最好的单个描述符［类似于伽马（Gamma）分布和韦布尔（Weibull）分布的参数］。一个高的变异系数表明有很多的稀有物种（即高的不均匀性）。

特性 LNμ^***，特性 LN**σ^***，特性 LN CV**——在对数正态分布中，μ^*和 σ^*都是具有多度的计量单位并且随着样本大小 N 的增大而增大，如 $\mu=\log(\mu^*)$和 $\sigma=\log(\sigma^*)$由 $\log(N)$决定。对这一问题的一种调节的方法是在相对多度的 log 值上计算对数正态参数（平均值、标准偏差、变异系数），$\log(p_i)$。这样可以去除对 N 的过度依赖。

Gambin α——框 9.2 讨论了泊松（Poisson）-Gamma 分布（它产生对数级数分布）。相对 Poisson 分布的另一种抽样分布是二项式分布（Green & Plotkin 2007），Gamma 分布通过二项式抽样得到出现物种的概率 p。这样就产生了二项式 Gamma 分布，它可能是对 SAD 的一个好的模型（Ugland et al. 2007）。因为 Gamma 分布可扩展到∞，有必要截断其右尾部分（如 99%分位数），这非常重要。不失一般性，按比例地缩放，使最大值为 1，二项式 Gamma 或者 Gambin（Ugland et al. 2007）只用一个 Gamma 形状参数就被很好地定义了。已经表明 Gambin 能很好地拟合很多数据集，并且参数 α 可能反映取样群落中生境的复杂性（Ugland et al. 2007）。

m_{logit} **和** i_{logit}——如在第 9 章所讨论的一样，在一个对数相对多度尺度上对经验累积分布函数（ECDF）用一个 S 形的逻辑斯谛函数进行拟合，相当于假设一个对数-逻辑斯谛概率分布（Evans et al. 1993；Williamson & Gaston 2005）。逻辑斯谛函数（和对数-逻辑回归概率分布）有两个参数（i 和 m），其中 i 是一个尺度参数并且给出在 x 轴上拐点的位置所在。由于拐点位于物种累积曲线的 50%处，因此它给出了对数标尺上的相对多度中位数。因为在那里有比常见种

更多的稀有种，这相当于一种测量稀有物种有多少的形式。同样，m 代表这个函数在截距上的斜率，因此它是均匀度的一个代替指标。当 m=0 时每一个物种都有不同的多度，并且当 m=∞时逻辑函数变成一个阶梯函数，而所有的物种有相等的多度。ECDF(p)=1/{1+exp[−m×(p−i)]}，可以用最小平方和法对 ECDF 进行拟合。

m_{genlog}、i_{genlog}和 a_{genlog}——逻辑特函数假设 ECDF 是关于拐点对称的，但它本身可能并不是对称的。一个具有三个参数的广义逻辑特函数可以允许不对称。通过恰当地选择类似的三参数的 S 形的逻辑特函数，参数 m 和 i 可以保持它们的原有定义，并且单个参数 a 可用来描述不对称的程度。ECDF(p)=1/{1+a×exp[−m×（p−i）]$^{1/a}$}，ECDF 可由最小平方和来拟合。

在本章中，我们首先通过准确地定义物种多样性这一术语来考虑该问题。然后，我们描述随这个定义而来的必要的统计抽样理论。有两类不同的抽样问题，它们都对物种多样性的认识和发展有重要作用。第一个问题是，生态环境如何充当一个概率上的“过滤器”，来确定哪一个特定的物种可存在于一个区域内。我们下面将一定生态条件下分布物种的集合称为生态样本。第二个问题是，当我们在一个特定的生态系统中采集物种多度的数据时，常常会不恰当地假设每个物种的最后一个个体都已经被观测了。因此，很多野外数据只是对一个较大的未知群落的一个抽样。我们下面称之为实测样本。实测样本经常被用来估计代表未测量的参数值，这些参数表达了生成生态样本的过程（Green & Plotkin 2007）。

没有一个生态系统能保持空间和时间恒定。然而，却可能有足够相似的生态条件使它们产生相似的多样性水平。如何确定在空间或者时间上排列的多个群落会导致多样性的增加？换言之，对于一组可以明显地聚合到一个较大的实体的群落，是否有可能将整体的总体多样性划分到两个组分上，代表群落内多样性和群落间多样性？前者称为“α 多样性”，后者则称为“β 多样性”（Whittaker 1975；第 6 章）。这些组分是由群落中的决定性和随机的过程组合所导致的，对这些组分的估计是统计学上一个特有的挑战。

5.2 研究现状

首先，有必要对统计总体的基本结构进行定义，从这个总体中获得一个群落的生态样本。为此，我们先从对一个需要测量物种多样性的群落的定义开始。假设一个群落为一组 J 个“样点”，每个样点由 S 个物种的一个生物个体所占据。对

于一些生物物种来说，个体可能不是一个离散单元，而是以“节点”的分布式网络存在的。例如，一个树种地上部的树茎源于网络状的根系。在这种情况下，准确地定义从网络的哪一部分开始计数是非常重要的（如树茎）。对这种情况建模，定义随机变量 X_{ij} 为：如果样点 j 被物种 i 所占，X_{ij}=1，其他情况下则 X_{ij}=0。由于每个样点只能被单个个体所占，因此把样点 j 所有种类对应的随机变量 X_{ij} 定义为向量 $\boldsymbol{X}_j$ 是很方便的。$\boldsymbol{X}_j$ 的极限分布可能在单个观测中常被认为是一个多项式分布。考虑到这个一般结构，我们可以针对所有物种计算随机向量 $\boldsymbol{X}_j$ 的期望值，当作一个概率的向量 $\boldsymbol{q}_j=[q_{ij}]$，其中 q_{ij} 是物种 i 在样点 j 被发现的概率。所有样点的概率向量可用一个 $S\times J$ 的 $\boldsymbol{Q}$ 矩阵表示，它表示了物种在所有样点的分布概率。每个物种的多度期望（N_i）由以下方式获得：

$$N_i = \sum_j q_{ij} \tag{5.1}$$

向量 $\boldsymbol{N}=[N_1, N_2, N_3, \cdots, N_S]$有时被称作物种多度分布（参见第 9 章），在过去的几十年中它已经成为生态学中的一个研究焦点。在本质上，$\boldsymbol{N}$ 是一个概率定义，所以把它作为一个向量是非常方便的。现在比较活跃的研究领域是对能够模拟 $\boldsymbol{N}$ 在时空上的演化的不同随机过程进行分析（Alonso & McKane 2004; Etienne 2005）。有关这些模型的分析超出本章所研究的范围；因此只要说明 $\boldsymbol{N}$ 的分布是个平衡分布就足够了，这些分布表达了产生生态样本的随机过程。这里我们将利用多项式分布来表示其极限分布。最后，由随机向量表示相对物种多度分布仍然是非常有用的：

$$\boldsymbol{p} = \boldsymbol{N}/N \tag{5.2}$$

式中，$N = \sum_i N_i$。

5.2.1 用方差表示物种多样性

我们现在可以考虑物种多样性的定义了。多样性经常用来表示物种多度分布的两个不同的侧面。第一个术语是“物种丰富度”，或者简单地说，是生态样本中物种的数目。出于显而易见的原因，在生态样本中的物种数目可能不等于 S（在群落中至少一个样点上具有非零概率的物种数目）。换言之，尽管一些物种可能存在于群落中，但是对于特定生态样本中的物种，n_i 等于零是有可能的。S_e 是单个生态样本中具有非零多度物种的数目，则明显有 $S_e \leqslant S$。物种多样性的另一个组分是在物种之间相对多度的相似程度。这个在生态学文献中已经被称作“均匀度”，但是实际上大家感兴趣的基本概念是物种之间相对多度的协方差。

物种之间的相对多度的差异来源有两个。第一个是物种内的差异，第二个则是物种间的差异。一个物种内的方差（差异）是

$$\text{var}(p_i) = p_i(1 - p_i) \tag{5.3}$$

式中，p_i 是相对多度（$\boldsymbol{p}$）向量的第 i 个元素。因为物种的相对多度是必然相关的，所以物种变异性之间的一个测量就是物种 i 和 k 的相对频率的协方差，也就是

$$\mathrm{cov}\left(p_i,\ p_k\right) = -p_i p_k \tag{5.4}$$

所有物种的总方差是通过方程 5.3 和方程 5.4 求和得到的

$$V = 1 - \sum_i p_i^2 - 2\sum_{i<k} p_i p_k \tag{5.5}$$

在这两个极端情况下，即当所有物种的多度相等时或者除了一个种外，所有物种的多度均为零时，V 达到它的最小值——零（在物种之中没有变异性）。因此，这种方差作为生物多样性本身是用处不大的，正是出于这个原因，它才不能成为测量物种多样性的指标。然而，方程 5.5 具有启发性，它阐明了物种多样性的丰富度和均匀度这两个不同的方面可能是相关的。

在方程 5.5 中的两项代表物种多样性的不同方面。$D = \sum_i P_i^2$ 是常见的物种多样性测量指数，它是由 Simpson（1949）第一次提出的。它常被作为“优势度”的一个测量方法。在方程 5.5 中，$1 - D = (1 - \sum_i P_i^2)$ 表示由物种内的差异引起的总方差。D 与物种丰富度有关是广为人知的，而在这里它可被作为丰富度的一个概率性指数。作为物种多样性指数，它是不完整的，没有在方程 5.5 的最后一项中包括的物种之间相对丰富度的变异信息。方程 5.5 的最后一项特别有意思，它测量物种之间多度协变化程度。直观上，物种间相对多度的总协方差抓到了物种多样性的“均匀度”这个组分的本质。

简而言之，如果物种多样性被定义为在一个群落内的物种数目和相对多度，那么表示它的一种方法是将在物种之间多度的总变异分解成种内组分和种间组分。种内组分表示物种多样性中的丰富度，种间组分表示均匀度。

5.2.2　用信息表示物种多样性

在上一部分中，物种多样性是通过对生态样本中所有物种多度的总方差进行分解来定义的。另一种方法形成于 20 世纪 60 年代早期，它是由信息论研究人员基于测量一串字符的信息发展起来的（见 Pielou 1975，附有参考文献）。这个类推的基本思想是将物种的生物样本视为一个“信息”，个体生物是其中的“信息”片段。相关信息是每个生物个体属于哪个分类单元，“分类信息”的测量是从物种的相对多度中获得的。对存在于一个无限大的符号集合中每个符号的信息内容，一般测量方法可由以下方程表示：

$$R_a = \ln\left[\sum_i p_i^a\right]/(1 - a) \tag{5.6}$$

式中，a 是一个任意整数（Hill 1973；Pielou 1975）。R_a 被称作 a 阶的 Renyi 熵。对于物种相对多度的固有信息内容，不同 a 值会产生不同的权重，a 值较低（<0）加权有利于稀有物种（在极限 $R_{-\infty}$ 时是只有最珍稀物种 p_i 的函数），而 a 有较高值时

则着重强调加权有利于常见种（在 R_∞时只是最常见的常见种 p_i 的函数）。生态学家对于 a 的三个值特别感兴趣：①R_0，仅仅是生态样本中物种数目的对数；②当 a=2，方程 5.6 服从 $R_2=-\log D$，也就是 Simpson 多样性的负对数；③最后一个值是方程 5.6 的极限值，当 a 接近于 1 时，得到

$$H' = R_1 - \sum_i p_i \log p_i \tag{5.7}$$

这是众所周知的 Shannon 物种多样性指数（Pielou 1975）。Hill 指数仅仅是 Renyi 熵的指数[$H_a=\exp(R_a)$]，也广泛地应用于生态学的研究（框 5.1 及 Hill 1973），在本书的第 6 章中，Hill 指数 H_a 是指示 ^qD。

方程 5.6 作为测量多样性的指数，它可以非常方便地定量定义均匀度。直观上，当所有物种都相等时，均匀度应该是最大的。如果的确如此，那么不管代入多么特殊的 a 值，方程 5.6 都得出一个 $\log S_e$ 的值。因此，有时候通过除以理论最大值来重新调节 R_a 是有用的，即

$$R_a^* = R_a/\log S_e \tag{5.8}$$

R_1^*（也表示 J'）作为均匀度的测量指数在生态学文献中已经被广泛应用了。

Pielou（1975）指出，如果在一个生态样本中个体数是有限的，那么对于一个样本内的每个物种，其信息含量是

$$H_B = (1/N)\log[(N!)/\prod_i N_i!] \tag{5.9}$$

这个形式的信息多样性是与 $H'=R_1$ 相关的，这是由于物种丰富度很大时，H_B 收敛于 Shannon 多样性，$H'=R_1$（Pielou 1975）。然而，对小的个体集合而言（如小但经充分调查的群落），方程 5.9 是合适的信息量度。它被称为 Brillouin 指数，其数值比 Shannon 指数的值要稍低（$H_B<H=R_1$）。

5.2.3 传统的物种多样性指数

考虑到物种多样性至少有两种不同的一般公式表示，即它可以表示把一个群落中的多度分解为种内差异和种间差异两个组分，或者它可以表示物种之间的共享或交互信息，很多指数已被提出，用来表示物种多样性的这些不同方面。这里我们运用这些指数，并且说明它们如何与方差和信息表示的物种多样性相关联。

我们根据研究人员如何使用它们，把物种多样性指数分为六大类（框 5.1）。第一类指数包含的是那些被用来试图表达“丰富度”的。出于这个目的的一些指数表达了生态样本中物种数量的不同方面。例如，Chao（1987）的估计函数试图利用来自一个实测样本的信息来推断潜在生态样本的物种丰富度。

第二类指数我们称之为“多样性”的测量指数，它们在文献中应用广泛。因此，多样性指数是表示丰富度和均匀度的一个综合指数。Simpson 指数的多样性测量不仅是上面我们讨论的种内的方差（变异）组分，还与多样性的信息概念相

关。Shannon 指数的多样性测量（H'或 R_1）可能是物种多样性最常用的表达。

所有均匀度的测量指数都试图检测在一个群落中物种之间的多度是如何分配的。下面所有指数的基本概念是，当一个群落不是由一些多度非常高的物种占优势，或者相当于所有物种都有一个相同多度的话，均匀度是最高的。低均匀度意味着在这个群落中的多数物种都是稀有的，这些物种对生态系统的生态功能贡献很小。

优势度的测量指数是均匀度的倒数。如果一个研究的科学目标聚焦在一个群落中最常见的物种，那么优势度的测量可能是对物种多样性最合适的描述方法。同样，在一些研究中它可能关注最稀有的物种。在保护学研究中可能就是这种情况，这时稀有物种决定了生物多样性保护地的价值。对于这些研究，不同的测量指数将强调一个群落中发现的稀有物种数。

最后，一些测量是基于多样性在物种之间分配的概率分布的参数或非参数描述。其中一些测量是与概率分布相关的，假设一个某种类型的作用机制导致物种之间多度随着时间动态而变化（参见框 9.2 和第 9 章）。一般这些指数可用于拟合表达群落结构模型中的参数。

5.2.4　实测样本和生态样本的差异：用实测样本来估算物种多样性组分

到目前为止，一个尚未解决的基础性难点是，当生态学家在一个特定样点上采集物种的多度信息时，这个测量的“对象”本质是什么？这个“对象”一般称为“群落”，它被定义为：在一个特定的时空内发现的属于一组物种的所有生物。在任何实际意义上，这样一个群落的存在性都可能受到许多质疑（Maurer 1999; Ricklefs 2008），然而已累积了充足的证据认为，在局部区域的时空内计数各物种的生物个体数是有巨大的实际价值的（第 17 章、第 18 章和第 20 章）。在这里我们强调研究怎样分析和解释这些计数数据，即在这个区域中并非所有的个体都被计数，而且有一些物种具有一定的种群数量，但可能事实上没有出现在这些实际计数中。实际上，几乎所有生态学家获得的都是一个实测样本而不是生态样本。因此，从实测样本计算生态样本的多样性（前一部分和框 5.1）并认为获得了生态样本的值，这在技术角度上讲是不正确的。

从实测样本来估计生态样本的物种数 S_e，假设在一个区域群落中在采样期内条件保持不变，即假定相对多度和物种的出现率没有变化。如果情况就是这样，那么可以假设一个“累积曲线”的存在，所以增加个体采样总数目（实测样本的大小接近生态样本的大小），物种总数开始接近渐近线，达到 S_e 的一个理论最大值。S_e 通常仅仅表示 S，但是在实际上它被期望去区分实测样本和生态样本。尽管不够准确，但可采用下述技术之一去估算这个值。

这里有两个基础的方法来估算 S_e。首先，可以假设一些参数分布函数可作为物种多度分布的模型。如果这是真的，那么至少对于一些统计学分布，S_e 是一个分布的参数(或者参数的函数)，可利用一个足够大的实测样本来估算(Pielou 1975；Magurran 2004)。第二种一般方法是随着生态样本中个体数增加，观测和外推累积物种数的经验模式。这一方法的问题是没有一个合理的方法选择实测样本中个体累积的顺序。如果在一个实测样本中有 n 个个体，那么个体的累积就有 $n!$ 个可能性。累积曲线的估算可以采用两种途径来构造，即从实测样本中随机抽取不同大小的样本(无放回)，或者利用稀疏化方法检测累积的平均速率(Simberloff 1972)。更多物种丰富度估计的有关细节会在第 4 章和第 20 章中讨论。

估计生态样本的多样性和丰富度，受限于所研究的生态样本的信息量。一般，生态样本中的生物体总数 N 和物种数目 S_e 都是未知的。如果这两个数都很大，那么任何单独的实测样本可能都不足以完全描述生态样本的全部特征（Pielou 1975；Peet 1974；Magurran 2004）。实测样本往往要远远小于生态样本，不太可能包括在生态样本中的所有物种。特别是，稀有物种很少会在实测样本中出现。

在前一段落提出的这个困境的解决方法，就是从生态样本中抽取许多实测样本，利用这些样本来考察物种多样性指数的表现（参见第 9 章）。通过从单个实测样本再抽取多个实测样本，我们获得了实际抽样过程的方差信息。如果从更大的生态样本中抽取一定数量的抽样单元，那么可以将物种多样性指数作为样本单元数量的一个函数来计算（Pielou 1975；Magurran 2004）。当然，我们假设每个抽样单元是从相同的生态样本中提取的。此外，如果条件随着时间和空间改变，那么汇总抽样单元将不再合适。如果大多数的生态群落是开放的系统，那么这个假设可能是有疑问的（Maurer 1999）。在下一部分，我们考虑如何评价一组实测样本是否抽取自同一个实测样本。事实上，忽视实测样本和生态样本之间的差别是常见的。通常会简单地基于实测样本计算生态多样性（不同于上面我们讨论的丰富度），并报道它们是生态样本的真实值。不管现有的惯例如何，这种方法是不正确的（尤其是对小的样本来说），而我们前面讨论的方法是更合适的。

5.2.5 生态样本之间异质性的检测

在最简单的情况中，假设已经从指定的样点上获得两个实测样本。那么我们要回答的问题就是，这两个样本是否能被认为都来自同一个较大的群落，或者它们是否不同。对于每个样点的物种多度分布，它可以写成一个 $j = 1, 2$ 的形式来表明样点。物种 i 在 j 样点的多度可以写成 n_{ij}。相对多度是

$$p_{ij} = n_{ij}/\sum_i n_{ij} \tag{5.10}$$

式中，下标 i 的值是从 1 到 S_c，这是在样本中至少发现一次的物种数。要注意的

是，一些相对多度可能是零。把相对多度写作一个向量，即产生了两个相对多度向量 $\boldsymbol{p}_1$ 和 $\boldsymbol{p}_2$。最后，我们可以以如下方式计算两个样本组合后的相对多度向量：

$$\boldsymbol{p}_c = [(\sum_i n_{i1})\boldsymbol{p}_1 + (\sum_i n_{i2})\boldsymbol{p}_2]/(\sum_i n_{i1} + \sum_i n_{i2}) \quad (5.11)$$

式中，我们假设每一个多度分布可以由一个多项式分布来近似。在这种情况下，我们有两个候选模型去描述这个数据。第一个模型假设这两个样本来自同一个群落，因此两个样本具有同一个多项式分布，模型中就有 S_c 个参数（在单个生态样本中真实的相对多度）。要注意的是，我们假设了 S_c=S_e，即生态样本中的所有物种至少在两个实测样本中发现一次。第二个模型的假设是实测样本来自不同的生态样本，这意味着我们将会有两个不同的多项式分布，每一个都有 S_c 参数（每个物种在各自不同的群落中的相对频率）。这就要求第二个模型要用比第一个模型多两倍的参数去描述数据。

我们建议利用 Burnham（2002）描述的信息理论方法来比较这些模型。这个方法是基于估算一组数据下每个模型的似然值的对数值，然后在似然函数中代入参数的经验估计值。有趣的是，对于多项式分布，一个给定数据集的似然函数的负对数就是 Shannon 信息指数乘以在这个样本中的个体数目。让 H_{1c} 成为组合数据的 Shannon 多样性，假设一个单一的生态学样本下这个模型的似然函数的负对数为

$$L_c = (\sum_i n_{i1} + \sum_i n_{i2})H_{1c} \quad (5.12)$$

对于第二个模型，它假设两个不同的生态样本，似然函数的负对数（L_2）为

$$L_2 = (\sum_i n_{i1})H_{11} + (\sum_i n_{i2})H_{12} \quad (5.13)$$

式中，H_{11} 和 H_{12} 是每个单独实测样本的 Shannon 多样性。通过比较计算每个模型各自的 AIC 来比较两个模型的似然函数对数：

$$AIC_c = 2(L_c + S_c) \quad (5.14)$$

$$AIC_2 = 2(L_2 + 2S_c) \quad (5.15)$$

最好的模型具有较低的 AIC 值。一般，2.0 或更大的 AIC 的差别表明有最低 AIC 的模型从数据获得“显著”更多的支持（Burnham & Anderson 1998）。此外，利用 AIC 的差别可计算模型的权重。感兴趣的读者可以参考 Burnham（1998）。

该过程可一般化地评估多个不同实测样本是否来自相同的生态样本。随着比较的实测样本数的增加，模型的数目也快速增长，使它计算所有可能的比较会不切实际。在这种情况下，可能最好的方法就是利用一些独立指标（如样本间的距离）把实测样本汇集到少量的组合样本，从而可以利用 AIC 检查。

模型的比选过程奠定了有关“β 多样性”问题的基础。在上面描述的示例中，第一个模型假设两个实测样本来自相同的生态样本，其中没有 β 多样性。这两个样本被描述为具有相同的相对多度分布。第二个模型假设两个实测样本来自不同的生态样本，这暗示了它有 β 多样性（例如，在群落之间多度有变化）。数据支持

第二个模型的程度与两个样本之间存在多少β多样性有关（参见第6章）。当有几个采样点时，它仍然可能会将多样性分解成样点之间的（β）多样性和样点之内的（α）多样性（参见第6章）（Whittaker 1975；Lande 1996；Crist et al. 2003；Crist & Veech 2006）。

5.3 展望

虽然多样性（和均匀度）很容易被概念化，但是多样性（和均匀度）很难测量。这里我们提出一个基本的框架，还需要一些新的进展来测量多样性。首先，应当更加重视并发展方法来说明数据为随机采样这一事实（如实测样本和生态样本之间的区别）。其次，我们希望看到对诸如方差和信息这样的基本概念的关注，而不是针对特定的过程来设计新的多样化指数。

5.4 要点

1）合适的多样性测量，通常要求能识别采集的数据是否正确地代表了来自真实群落（生态样本）中的样本（实测样本），而它反过来又是一个群落的概率性的、不完美的代表。

2）在文献中有很多方法用于测量多样性的多个方面，包括丰富度、均匀度和它们的组合（多样性指数）。大多数这些方法已经相当详细了。其数量至少是我们在框5.1中所提出的多样性测量指数的2～3倍。本章强调了那些最常用和成功的多样性测量指数。

3）我们为构筑多样性测量提出了一个统一框架。最经典的两个多样性测量，Simpson 指数和 Shannon 指数，以及与它们相对应的均匀度测量，与两个深层次多样性概念直接相关，即方差和信息。

4）利用实测样本获得生态样本最好的方法是，从相同的生态样本获得多个实测样本。这就给出了由经验采样过程产生的变异性信息，再建立一个渐近线方法用于对生态样本的性质进行外推。一般做法是，绘制出实测样本数目与感兴趣的测量指数的图，再进行外推。

5）为检验两个实测样本（或者任何超过两个实测样本的组合）是否来自于同一生态样本，我们提出一个利用多项式分布和似然率/AIC 的方法，发现似然率与 Shannon 多样性是直接相关的。

第6章

组成相似性与β多样性

Lou Jost, Anne Chao, Robin L. Chazdon

6.1 引言

物种组成的空间差异是自然界最为基础和显著的特征之一。组成差异性和相似性指数量化了这种差异。保护生态学家运用这些指数制定保护的优先选项和评估区域的保护规划，而生态学家则运用这些指数来研究人为活动、自然干扰和环境条件下空间可变性对“物种组成”均质化或异质化的影响（McKinney & Lockwood 1999；Olden 2006；Vellend et al. 2007）。相似性或差异性指数同时也可作为重要的工具，评估由距离或地理障碍造成的隔离效果，以及刻画物种组成随环境梯度的变化。

生态学家想要表达群落组成的空间差异，并理解产生这种差异的原因。空间异质性是由干扰造成的（或者维持的）吗？在演替阶段，物种组成随时间趋同还是趋异（Terborgh et al. 1996；Vandermeer et al. 2004）？环境梯度是如何影响物种分布的（Bray & Curtis 1957；Whittaker 1960，1972；Tuomisto et al. 1995）？物种组成差异能够在多大程度上反映扩散限制所导致的物种丰富度的中性变异（Hubbell 2001）？选择合适的相似性或差异性指数，可以将其与合适的零假设模型联系起来，以进行假设检验。

在生态学上，测量组成差异性的一般方法是将(γ)多样性分解成组内成分(α)和组间成分（β），并由这些组分获得相似性或差异性指数。较为常用的多数相似性和差异性指数反映了群落的组成差异，它们可以由多种方法表达（Legendre & Legendre 1998；Vellend 2001；Koleff et al. 2003；Jurasinski et al. 2009；Tuomisto 2010）。

在这里，我们首先对量化组成相似性和差异性的方法进行一个概念范畴的回顾。然后讨论多样性与组成差异的基本关系，并说明最为重要和有应用价值的

相似性或差异性指数是如何通过 β 多样性这个概念与多样性指数直接建立起联系的。

6.2 研究现状

在我们讨论该领域的一些重要方法之前，有必要标准化一些术语，并介绍一些数学概念。分析的基本单位为“集群”（assemblage），即基于某一地区或某个地点的样本中所有个体的集合。生态学家一般会试图界定集群，以使每个集群具有一定种类组成，它们在空间上是一致的。集群可以通过相同栖息地、相同土壤类型和相同海拔范围，或者相同寄主种类来界定。集群的范围大小可从几立方厘米的土壤到数百万公顷的森林，这取决于所考察的生物分类单位及所研究的问题。当集群满足该意义上的空间一致性时，生态学家就能够从该集群获取多个样本，而且每一个样本是对同一集群的重复采样。当该假设成立时，通过多次采样获得的出现率或者多度数据，能被用以估计每个物种在集群里的相对多度（第 4 章）。若集群在统计意义上是不均匀的，则可由平均性质来表征。

当一个集群里的每一个物种的相对多度与其他集群一样，则称这样的集群具有相同组成（或者，当忽略多度时，集群间的物种种类相同，也称它们是相同的）。因此，即使在集群间密度（单位面积或单位体积的个体数）或面积差异显著的情况下，也可能说其组成一致。该定义从逻辑上剥离了这些不同的因子。在极端情况下，当集群间没有相同物种时，它们则最不相似。集群间的组成相似性指数比较了每一个集群里的每一个物种的相对多度，然后对这些相对多度的相近程度给出了一个综合指数。

相对组成相似性指数变化区间为 0～1，集群间没有共有物种时为 0，集群间组成完全一致时则为 1。大致来讲，组成差异性即组成相似性的对立面。相对组成差异性指数变化区间为 0～1，当集群间组成一致时为 0，当集群间没有共有物种时则为 1。其实，组成相似性或差异性指数就是集群间物种概率分布的分歧度（divergence）。分歧度指数在统计学和信息理论方面扮演了重要的角色，它们的性质已得到较好的研究（Pardo 2006）。

生态学家利用相似性指数来对其集群做出推断。这些推断通常隐藏了有关相似性指数的数学性质的假定。如果相似性指数不具备所需性质，则所做出的生态推论不可靠。任何一个满足生态学意义的相似性指数必须至少具备以下三个基本性质。

最基本的性质是指数必须真实地反映相似性。相似性是一个多方位的概念，所以想要完全精确地定义它是不可能的。不同的相似性指数合理地以不同方式对集群进行排序。然而，相似性的概念却有明确的内涵。我们可以按组成相似性明

确递减的顺序给集群排序。假定我们手上有一组集群，它们大小相同，完全均匀（所有物种多度一样），并且每个集群的物种组成一样。当我们给每一个集群加上一个特定的新物种，该新物种与先前存在的物种多度一样。那么，这些集群的相似性必然递减。这是组成相似性的意义的重要一部分。并且这一核心概念被称作“相似性严格递减”的单调性。如果一个指数的数值增加了，那么其不能测量相似性。然而，一些常用的相似性指数并不能通过该检验。它的相反检验则是差异性指数。

一个组成相似性指数不该对每个集群里物种的原始多度敏感，而是对相对多度敏感。这个性质也被称为“密度不变性”。不具备该性质的相似性指数并不是在测量组成相似性，尽管其可能在其他方面做出合理解释。

第三个性质的本质是“相对相似性指数”和“相对差异性指数”（为 0～1）的“重复恒定性”。生态学家通常把数据子集（可能是特定的种，或年龄阶段，或营养型）的相似性与整个数据集的相似性做比较。例如，我们想知道是否森林区的大个体飞蛾的空间异质性弱于整个飞蛾类群。如果想让这样的部分与整体的比较有意义，则相对相似性或相对差异性指数的值，必须满足在集合了更多相同子集的情况下仍然保持不变的性质。例如，假定我们正在研究两个地点的大、中、小三类飞蛾，并且每类飞蛾都有相同的物种数和相同的多度。不论使用哪个指数，所得每个类群的差异程度都一样。如果生态学家做一个部分到整体的比较，即关注小飞蛾的相对差异程度和整个飞蛾群体的相对差异程度，他会发现二者的相对差异程度一样，小飞蛾类群也并不例外。而一个差异性指数要能推出上述结论，其必须满足经济学上一个著名的“重复不变”的性质。如果我们有 N 个相同多度的子集，子集之间无共有物种，则作为一个整体的群落在相似性程度上与子集群的相似性程度一样。而若不满足这样的性质会发生什么呢？举个极端例子，数据集里的每一个属（种）在样点之间的差异都较高，而群落作为一个整体则具有较低的相对差异。事实上，一些常见的相似性或差异性指数会发生这样的情况（表 6.1 和表 6.2）。

6.2.1　相对组成相似性指数和相对组成差异性指数

（1）基于出现率的相对相似性指数

基于出现率的相对组成相似性指数只关注物种出现或未出现的数据。一直以来，生态学家都喜欢应用这些指数。生态学上第一个基于出现率的相似性指数是由 Jaccard（1900，1901）在 19 世纪末 20 世纪初提出的。自那以后，新的指数不断出现，如今，生态学领域里已有大量基于出现率的相似性指数。

表 6.1　基于相似性指数的两个集群及其对应多度的比较

指数	就物种数量 a、b、c 而言的出现率	就集群 S_1、S_2、S_{12} 而言的出现率	基于多度（具体见正文中介绍）
Jaccard	$\frac{a}{a+b+c}$	$\frac{S_{12}}{S_1+S_2-S_{12}}$	$\frac{UV}{U+V-UV}$
Sørensen；Dice	$\frac{2a}{(2a+b+c)}$	$\frac{2S_{12}}{S_1+S_2}$	$\frac{2UV}{U+V}$
Ochiai	$\frac{a}{[(a+b)(a+c)]^{1/2}}$	$\frac{S_{12}}{(S_1S_2)^{1/2}}$	$(UV)^{1/2}$
Anderberg	$\frac{a}{a+2(b+c)}$	$\frac{S_{12}}{2S_1+2S_2-3S_{12}}$	$\frac{UV}{2U+2V-3UV}$
Kulczynski	$\frac{a}{b+c}$	$\frac{S_{12}}{S_1+S_2-2S_{12}}$	$\frac{UV}{U+V-2UV}$
Kulczynski；Cody	$\frac{a}{2(a+b)}+\frac{a}{2(a+c)}$	$\frac{1}{2}\left(\frac{S_{12}}{S_1}+\frac{S_{12}}{S_2}\right)$	$\frac{1}{2}(U+V)$
Lennon 等（2001）	$\frac{a}{a+\min(b,\ c)}$	$\frac{S_{12}}{\min(S_1,\ S_2)}$	$\frac{UV}{\min(U,\ V)}$
通用的	满足一些条件的关于 a、b、c 的一个函数(见正文)	用 S_{12}、S_1-S_{12}、S_2-S_{12} 替代 a、b、c	用 UV、$U(1-V)$、$V(1-U)$ 替代 a、b、c

注：此表是 Chao 等（2006）的扩展。a 表示重叠物种的数量；b 表示第一个集群中唯一性物种的数量；c 表示第二个集群中唯一性物种的数量；S_1 表示集群 1 中的物种总数；S_2 表示集群 2 中的物种总数；S_{12} 表示集群 1 和 2 中重叠的物种数；U 和 V 见正文中的介绍。

表 6.2　计算两个或两个以上集群相似性的指数及其特性
（密度恒定性、重复恒定性、单调性，在本章第 6.2 部分描述）

指数	两个集群	多个集群	密度恒定性（6.2）	重复恒定性（6.2）	单调性（6.2）
基于出现率的指数					
（1）Jaccard	Jaccard（1990）	Koch（1947）	是	是	是
（2）Sørensen	Sørensen（1948）	Diserud 和 Ødegaard(2007)	是	是	是
基于多度的指数					
（1）Horn 指数	Horn（1966）	Chao 等（2008）	是	是	是
（2）Morisina-Horn 指数	Morisina（1959）	Jost（2006）	是	是	是
（3）可加性的（以 Gini-Simpson 为基础）指数	Lande（1996）	Lande（1996）	是	否	否
（4）可加性的（以熵为基础）指数	Lande（1996）	Lande（1996）	是	否	否
（5）Bray-Curtis 指数	Bray-Curtis（1957）	使用配对相似性的平均值或者从单个集群到矩心的平均值	否	是	是
（6）相似性百分比	Renkonen（1938）		是	是	是
（7）Gower/Euclidean/Minkowski 方法的标准化	Gower（1971，1985）		否	是	是

续表

指数	两个集群	多个集群	密度恒定性（6.2）	重复恒定性（6.2）	单调性（6.2）
基于多度的指数					
（8）Canberra 指数	Lance 和 Williams（1967）	使用配对相似性的平均值或者从单个集群到矩心的平均值	否	否	是
（9）相关系数	如见 Kerbs（1999）		是	是	否
（10）规范化的共享预期物种（NESS）	Grassle 和 Smith（1976）	Chao 等（2008）	是	否	是
（11）Chao-Jaccard 和 Chao-Sørensen	Chao 等（2005）	无法使用	是	是	是

公式：假设第 i 个集群有 S_i 个物种，同时所有集群中共有 S 个物种。以 $\bar{S}$ 表示物种的平均数；M_{ir} 表示第 r 个集群中第 i 个物种的丰富度；p_{ir} 表示相对多度；i=1，2，…，S；r=1，2，…，N。因此，我们得到 N 组物种丰富度 {(M_{1r}，M_{2r}，…，M_{Sr})；r=1，2，…，N} 及 N 组相对丰富度 {(p_{1r}，p_{2r}，…，p_{ir})；r=1，2，…，N}。

基于出现率的指数：

（1）两个集群基于 Jaccard 出现率的指数=$S_{12}/(S_1+S_2-S_{12})$

多个集群基于 Jaccard 出现率的指数=$(\bar{S}/S-1/N)/(1-1/N)$

（2）两个集群基于 Sørensen 出现率的指数= $2S_{12}/(S_1+S_2)$

多个集群基于 Sørensen 出现率的指数=$(N-S/\bar{S})/(N-1)$

基于多度的指数：

（1）两个集群的 Horn 重叠指数=方程 6.1

N 个集群的 Horn 重叠指数=方程 6.4

（2）两个集群的 Morisita-Horn 指数=方程 6.2

N 个集群的 Morisita-Horn 指数=方程 6.5

（3）N 个集群的（基于 Gini-Simpson）附加指数=H_α/H_γ，其中

$H_\alpha=(1/N)\sum_{j=1}^{N}(1-\sum_{i=1}^{S}iP_{ij}^2)$，$H_\gamma=1-\sum_{i=1}^{S}\bar{P}_i^2$ 和 $\bar{P}_i=\sum_{j=1}^{N}P_{ij}/N$

（4）N 个集群的（基于熵）附加指数=H_a/H_r，其中

$H_\alpha=-\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{N}P_{ij}\log(P_{ij})$，$H_\gamma=-\sum_{i=1}^{S}\bar{P}_i\log(\bar{P}_i)$，其中 $\bar{P}_i$ 见（3）中的定义。

（5）两个集群的 Bray-Curtis 指数=方程 6.6

（6）两个集群的相似性百分比=方程 6.7

（7）两个集群的 Gower/Euclidean/Minkowski 相似性=方程 6.8

（8）两个集群的 Canberra 指数=$1-\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{S}\frac{|M_{i1}-M_{i2}|}{M_{i1}+M_{i2}}$

（9）相关系数=两组多度的相关性（M_{11}，M_{21}，…，M_{S1}）和（M_{12}，M_{22}，…，M_{S2}）。这个方法的值在−1 和 1 之间。

（10）两个集群规范化的共享预期物种[NESS(m)]：$\frac{2\sum_{i=1}^{S}\mu_{i1}(m)\mu_{i2}(m)}{\sum_{i=1}^{S}[\mu_{i1}(m)]^2+\sum_{i=1}^{S}[\mu_{i2}(m)]^2}$

式中，$\mu_{ij}(m)=1-(1-p_{ij})^m$。

N 个集群的 NESS（m）：$\frac{2}{(N-1)}\frac{\sum_{i=1}^{S}\sum_{j<k}\mu_{ij}(m)\mu_{ik}(m)}{\sum_{i=1}^{N}\sum_{j=1}^{N}[\mu_{ij}(m)]^2}$

（11）两个集群的 Chao-Jaccard 指数=$UV/(U+V-UV)$

两个集群的 Chao-Sørensen 指数=$2UV/(U+V)$

其中 U（V）表示集群 1（2）中共有物种的总相对多度。

Hubalek（1982）和 Koleff 等（2003）分别列出了 43 个和 24 个基于出现率的相似性指数。连同 Gower（1985）、Legendre 和 Legendre（1998）的论文，一起综

合归纳了基于出现率的相似性指数。表 6.1 列出了一些重要的基于出现率的相似性指数，这些指数都具备前面提到的相似性单调递减、密度不变和重复不变的性质。原始的 Jaccard 指数和经典的 Sørensen 指数（Sørensen 1948）已被广泛应用。它们最初都是被用来比较两个集群。它们在看问题的观点上不同。Jaccard 指数将共有物种数与组合集群的物种总数做比较；而 Sørensen 指数将共有物种数与单个集群的平均物种数做比较。Jaccard 指数较为宏观，而 Sørensen 指数更加看重微观。表 6.3 给出了一些例子。Sørensen 指数是真重叠指数（Wolda 1981）：当两个集群的物种数目相同时，Sørensen 指数可以表示共有物种数占任何一个集群的比例（即一个集群的物种目录与另一集群的物种目录的重叠物种数在该集群物种中所占的比例）。

表 6.3　集群的不同组合方式（组合 A、B、C 或 D）的多种相似性指数

物种	组合 A 集群		组合 B 集群		组合 C 集群		组合 D 集群		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
a	0.125	0.25	0.6	0.55	0.8	0.10	0.75	0.20	0.10
b	0.125	0.25	0.1	0.05	0.1	0.55	0.01	0.15	0.20
c	0.125	0.25	0.1	0.03	0.1	0	0.02	0.05	0.50
d	0.125	0.25	0.1	0.02	0	0.33	0.03	0	0
e	0.125	0	0.05	0	0	0.01	0.19	0	0
f	0.125	0	0.05	0	0	0.01	0	0.4	0
g	0.125	0	0	0.20	0	0	0	0.2	0
h	0.125	0	0	0.15	0	0	0	0	0.08
i	0	0	0	0	0	0	0	0	0.12
基于出现率									
Jaccard	0.50		0.50		0.33		0.33（见正文）		
Sørensen（C_{0N}）	**0.67**		**0.67**		**0.50**		**0.60（见正文）**		
Lennon 等	1.00		0.67		0.67		0.50（Baselga et al. 2007）		
基于多度									
Bray-Curtis	0.33		0.53		0.20		0.23（两两平均）		
百分比	0.50		0.65		0.20		0.22（两两平均）		
Horn 熵（C_{1N}）	**0.69**		**0.73**		**0.43**		**0.41（方程 6.4）**		
Morisita-Horn（C_{2N}）	**0.67**		**0.89**		**0.25**		**0.27（方程 6.5）**		
Chao-Jaccard	0.50		0.61		0.61		不可用		
Chao-Sørensen	0.67		0.75		0.75		不可用		

注：针对集群中的每一个物种给出了相对丰富度的值。为了计算 Bray-Curtis 指数，我们假设集群 1、3、5、7、9 的个体数为 100，而集群 2、4、6、8 的个体数为 200。

Sørensen 指数是共有物种在第一集群和第二集群里的比例的调和平均数（亦称为倒数平均数），Ochiai 指数是几何平均数，Kulczynski-Cody 指数（Kulczynski

1982）则是这两个比例的算术平均数。鉴于这些平均数之间的联系，则：Sørensen 指数≤Ochiai 指数≤Kulczynski-Cody 指数。

当一个集群的丰富度远大于另一集群，Jaccard 指数和 Sørensen 指数总是很小。这是对两个集群的物种组成差异的正确体现。然而在某些应用场合，鉴于两个集群各自的丰富度，最好对指数进行归一化，使得当重叠尽可能大时指数值为 1。

Lennon 等（2001）提出了修改的 Sørensen 指数，称为条件 Sørensen 指数。条件 Sørensen 指数的公式已在表 6.1 给出了，当一个集群里没有特有物种时，无论另一集群里有多少特有物种，条件 Sørensen 指数值都取 1。因此，当估计两个嵌套的集群时，该指数并不能很好地反映相似性信息（见表 6.3 中的组合 A）。表 6.1 还列出了其他指数的相关解释，详见 Legendre（1998）和 Koleff 等（2003）。

起初，大部分这些指数都是用来比较两个集群的。当要比较的集群数目超过两个时，生态学家总是先两两比较，再求均值（如 Lenon et al. 2001; Vellend 2001）。然而，成对的相似性倾向于互相关联，这会给推断带来麻烦（Diserud & Ødegaard 2007）。除了相互关联的问题，当物种在两个、三个或者更多的集群中共存时，成对的相似性并不能完全表征多个集群的相似性。Chao 等（2008）给出了一个简单的例子。上述这些问题也激励了研究人员探索适用于多个集群的一般化相似性指数，这样的指数应该是从全局来考量相似性的。

尽管文献里已有测量指数被视为多样点 Sørensen 指数或其相关指数，但是第一个能够同时比较多个集群的“Sørensen 指数的直接扩展”是由 Diserud 和 Ødegaard（2007）提出的。该公式为：$(N-S/\bar{S})/(N-1)$，N 为集群数，S 指所有集群总的物种数，$\bar{S}$指单个集群的平均物种数。该指数是对 Whittaker 的 β 多样性指数的单调转换（细节见后面的描述）。也相当于对 Harrison 等（1992）的周转指数的补充。对于多个集群，这个一般化的 Sørensen 指数从局部角度来衡量共有物种的比例。考虑这样一种特殊情况：N 个集群里每一个都有 S 个物种，并且所有集群共有 R 个物种，剩下的物种在每个集群里都是特有的，那么，该指数衡量了这些集群重叠部分的物种在每一个集群中的比例：R/S。条件 Sørensen 指数也被推广到多集群（Beselga et al. 2007）。

Koch（1957）提出了多样点的 Jaccard 指数。其公式为 $(\bar{S}/S-1/N)/(1-1/N)$，该指数测量了共有物种占组合集群的整体比例。在前面的段落中，该指数被归纳为 $R/$（所有集群的总物种数）。就像 Sørensen 指数的多集群一般化形式，多样点 Jaccard 指数是 Whittaker 的可乘 β 多样性指数的单调转换（Jost 2007）。该指数不如多集群 Sørensen 指数有用，因为即便集群间部分重叠不变，该指数值也倾向于随着集群数目的增加而减小。

表 6.3 中，假设组合 D 包含了 3 个集群，集群间的非共有物种两两不同。组合集群里一共有 9 个物种，每个集群包含 5 个物种，其中 3 个物种在所有集群中

共有。共有物种占集群的比例（多集群 Jaccard 指数）为 1∶3，而共有物种占单个集群的平均比例（多集群 Sørensen 指数）为 3∶5。表 6.3 同时给出了条件 Sørensen 指数值。

每一个指数都提供了关于组成相似性的不同信息。选择一个指数的时候，生态学家应当仔细考虑其角度为整体还是局部。若为局部，多集群 Sørensen 指数使用广泛，能够提供更多信息，同时促进了不同研究间的对比。条件 Sørensen 指数能提供更为有用的额外信息，所以，若不同集群间的多样性差别很大，其应该由指数所反映出。当考察的角度为全局时，多集群 Jaccard 指数或其条件的一般化形式则适用。但是，如果集群数过多，需要谨慎解释（见上文）。当比较很多集群时，无论考察的角度为全局还是局部，Sørensen 指数均能够比 Jaccard 指数更直观地描绘相似性。

一个更为基础的问题是，是否要使用基于出现率的相似性指数。因为只关注出现或未出现，野外工作相对容易，这赋予了基于出现率的指数的吸引力。当每个集群里几乎所有物种都能够被采样时，这些指数是比较集群间物种清单的有力推断工具。此外，当每一物种个体不好定义或计数时，如不可计数的微生物、昆虫群、克隆繁殖的无脊椎类群或植物，基于出现率的指数此时会成为唯一选择。

一个物种丰富的群落中，要完全或近乎完全地采到集群的所有物种则需要高强度的采样。实际上，相似性指数是由样本数据估计得到，所以表 6.1 公式里的物种丰富度和共有物种丰富度由观察计数值所替代。大家都知道（如 Wolda 1981，1983；Magurran 2004，第 175 页）当采样不完整时，所有基于出现率的指数都会有估计偏差，若集群有很多物种且稀有种的比例较高时，这个偏差更大。Jaccard 指数和 Sørensen 指数常常是下偏的（Chao et al. 2006），但也可能是上偏的。甚至在物种均匀分布的集群中，这样简单的情况下也可能出现估计偏差。这种偏差不可能通过同等取样稀释、同等样本大小或同等采样工作来减小或去除。偏差和方差都取决于物种多度（而不仅仅是出现率）。所以不可能不使用多度数据来纠正偏差或估计误差。即使有多度数据时，偏差的纠正和方差的估计也是不容易的，相关讨论见 Chao 等（2005，2006）。

人们倾向于使用非参数的低偏估计量来估计物种丰富度和共有物种丰富度（Chao 2005），表 6.1 有较多这样的公式。但是用非参估计值替代观测值会给群落相似性的估计带来麻烦。组合表 6.1 公式中给出的这些估计值不可避免地放大了方差，甚至导致无效估计。

最终，可能也是最为重要的，基于出现率的相似性指数过分简化了集群之间的关系。所有这些指数都视一个零星分布有松树的枫林和零星分布有枫树的松林在组成上等同，即使这两种树林的生态性质极为不同。物种相对多度是重要的生态量，它们不应被忽视，除非别无选择。

（2）基于多度的相似性和距离指数

一个更具生态学意义和提供更多信息的相似性估计方法关注物种在集群之间的频度差异。在统计意义上，该方法相较于基于出现率的方法更为精确。一些研究者假设相对多度服从参数分布，并将参数化方法应用到基于多度的相似性指数（如 Smith et al. 1996；Plotkin & Muller-Landau 2002）。但是，我们几乎无法检验一个样本是否服从某个特定的参数分布（Chao 2005）。因此，我们更关注那些不需要假设某特定物种多度分布模式的非参指数。

以下所有公式里，假设有 N 个集群，组合的集群中总计有 S 个物种，令 M_{ir} 为第 r 个集群里第 i 个物种的绝对多度，p_{ir} 则表示其相对多度，$i=1$，2，…，S；r=1，2，…，N。因此，有 N 个物种绝对多度的集合$\{(M_{1r}, M_{2r}, \cdots, M_{Sr});\ r=1, \cdots, N\}$，以及 N 个物种相对多度集合$\{(p_{1r}, p_{2r}, \cdots, p_{Sr});\ r=1, \cdots, N\}$。

（3）Horn 指数和 Morisita-Horn 重叠指数

基于出现率的 Sørensen 重叠指数有对应基于多度的公式。Horn（1966）重叠指数是其中最有用的之一，它基于 Shannon 熵（第 4 章）。它的最初形式是一个物种一个物种地比较两个集群。可以用下面这个公式更为清楚地表述：

$$S_H = \frac{1}{\log 2}\sum_{i=1}^{S}\left[\frac{p_{i1}}{2}\log\left(1+\frac{p_{i2}}{p_{i1}}\right)+\frac{p_{i2}}{2}\log\left(1+\frac{p_{i1}}{p_{i2}}\right)\right] \qquad (6.1)$$

当且仅当对于所有 i，都有 $p_{i1}=p_{i2}$，则指数值为 1。当两个集群有相同物种数，并且常见物种完全一样时，Horn 指数和 Sørensen 指数一致，给出了一个集群中共有物种所占的比例。

另一个流行的重叠指数是 Morisita-Horn 指数，其由 Morisita（1959）和 Horn（1966）推导：

$$S_{MH} = \frac{2\sum_{i=1}^{S}p_{i1}p_{i2}}{\left[\sum_{i=1}^{S}p_{i1}^2+\sum_{i=1}^{S}p_{i2}^2\right]} = 1-\frac{\sum_{i=1}^{S}(p_{i1}-p_{i2})^2}{\sum_{i=1}^{S}p_{i1}^2+\sum_{i=1}^{S}p_{i2}^2} \qquad (6.2)$$

当两个集群在多样化上相同，且完全由相同的常见种组成时，Morisita-Horn 指数等同于 Horn 指数和 Sørensen 指数，给出了一个集群的共有种的比例。公式 6.2 右边表明 Morisita-Horn 指数是基于两个集群里每个物种的相对多度的差的平方。由于做了平方处理，Morisita-Horn 指数由多度大的物种所控制，即便稀有种很多，其对指数值的影响也很小。这使得该指数能够避免采样不充分的影响，因为对优势种的采样都相对准确。由于生态过程通常受优势种影响较为强烈，该指数能很好地用于衡量生态系统功能上的差异。但如在生态保护情况下，当这类稀有种很重要时，该指数并不适合。Horn 重叠指数则更适用于这类应用情境。

（4）C_{qN}，基于多度的一般化多集群重叠指数

令人惊奇的是，我们讨论过的所有重叠指数：Sørensen 指数、Horn 指数、Morisita-Horn 指数都是基于多度的一般化多集群重叠指数 C_{qN} 的特定情况（Chao et al. 2008）：

$$C_{qN}=\frac{\frac{1}{(N^q-N)}\sum_{i=1}^{S}[(P_{i1}+P_{i2}+\cdots+P_{iN})^q-(P_{i1}^q+P_{i2}^q+\cdots+P_{iN}^q)]}{\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{S}(P_{i1}^q+P_{i2}^q+\cdots+P_{iN}^q)} \tag{6.3}$$

式中，q 为决定指数对物种相对多度敏感度的参数值，N 为集群的数目。当 N=2，q=0，则为 Sørensen 指数；趋近于 1，则为 Horn 指数；q=2，则为 Morisita-Horn 指数。N>2，则为对应的一般化多集群指数。一般化的 Sørensen 指数为 $C_{0N}=(N-S/\bar{S})/(N-1)$，一般化的 Horn 指数为

$$C_{1N}=\frac{1}{\log N}\sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{N}[\frac{p_{ij}}{N}\log(1+\sum_{k\neq j}p_{ik}/p_{ij})] \tag{6.4}$$

多集群 Morisita-Horn 指数可简化为

$$C_{2N}=\frac{2\sum_{i=1}^{S}\sum_{j<k}p_{ij}p_{ik}}{(N-1)\sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{N}p_{ij}^2} \tag{6.5}$$

当 q 为 2 与 N 之间的整数时，重叠指数 C_{qN} 在统计推断上相当于两个概率的比值：${}^qG_D/{}^qG_S$。分子代表 q 个随机采样的个体属于同一物种的概率，这里它们并不来自于一个集群。分母代表在一个集群里随机取样 q 个个体属于同一物种的概率（Chao et al. 2008）。这个解释表明 q 值决定指数的深度：q=2，相似性由两两比较得到；q=3，则考虑了物种被三个集群共有的情况。该指数满足密度不变、重复不变和多样性单调递减性质。就像一般化多集群 Sørensen 指数一样，当每个集群有 R 个物种，其中 S 个为共有物种，其余为特有种时，对于所有的 q，C_{qN} 代表真重叠 R/S。在利用 β 多样性的转换来测度组成相似性（见下文）时，我们给出一个例子来说明如何使用和解释这些指数。

Hubbell（2001）的生物多样性中性模型可以预测 C_{2N} 的期望值（Morisita-Horn 指数及其多集群一般化指数），这使得该模型成为重要的理论工具。在 Hubbell 的中性模型中，群落结构只取决于群落数 N，每个集群的个体数目 n（假设每个集群大小一样），以及群落间的迁移率 m，成种速率 v。经过多代之后群落结构达到平衡，平衡状态的群落结构可由模型参数预测。该模型在数学上与 Wright 种群遗传学里的有限岛屿模型一致。该模型也能够导出 Morisita-Horn 指数的平衡互补值（Jost 2008）。当 $1\gg m\gg v$，计算 Morisita-Horn 指数平衡值的公式为 $S_{MH}=m/[v(N-1)+m]$。若集群间相似性与此有较大差距，则牵涉某些隐含的因素。C_{1N}（Horn 相似性指数及其一般化多集群形式）在某些特定条件下也能与该模型联系起来（Sherwin et al. 2006），尽管我们仍然不能够很好地对模型参数进行解析分析。

（5）Bray-Curtis 指数及 Renkonen 指数

应用最为频繁的基于多度的相似性指数之一是 Bray-Curtis 指数，或者量化的 Sørensen 指数（Bray & Curtis 1957），它是由 Bray 和 Curtis 在他们的植物群落排序的早期工作中发展出来的。Beals（1984）对 Bray-Curtis 排序及相关技术进行了详细回顾。Bray-Curtis 相似性公式为

$$S_{BC} = \frac{2\sum_{i=1}^{S}\min(M_{i1},M_{i2})}{\sum_{i=1}^{S}(M_{i1}+M_{i2})} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{S}|M_{i1}-M_{i2}|}{\sum_{i=1}^{S}(M_{i1}+M_{i2})} \quad (6.6)$$

式中，min（M_{i1}，M_{i2}）表示取二者中的最小值。当每个集群里的所有物种都一样多时，该指数即简化为 Sørensen 指数。公式 6.6 的右边表明当且仅当两个集群绝对多度一样时，指数值取最大为 1，也就是对所有物种来说，$M_{i1}=M_{i2}$。这也说明该指数混合了密度和组成相似性，所以其并不能被视为组成相似性指数。当样本大小极为不同时，无论两个集群的物种组成完全不同或相同，指数值均趋近于 0。例如，假定一个幼龄次生林里每个物种的相对多度都与原生林一致。当次生林里单位公顷的茎干数目是原生林的 4 倍时，Bray-Curtis 指数取值大约为 1−3/5=0.4，而不是 1。当次生林的密度是次生林的 10 倍时，指数值大概取 0.18。若密度为 100 倍，取值大概为 0.02。

除了这些概念上的一些问题，Bray-Curtis 指数在实例应用中也有一些统计学上的问题。每个物种的绝对多度观测值决定于抽样率（即样本占集群中实际个体数的比例），所以当两个集群的抽样分数不等时，该指数没有意义，其表现很不确定（Chao et al. 2006）。在这一情况下偏差较大（Chao et al. 2006）。基于上述理由，不论是站在统计还是概念的角度上，只有已知抽样率相同时，建议使用 Bray-Curtis 指数。而这样的条件几乎不可能达到，Bray-Curtis 指数似乎不实用。正如 Horner-Devine（2004）指出的，在计算 Bray-Curtis 指数之前，通过稀疏化以使每个样本的大小一样并不会使抽样率相等，除非集群的总个体数能够有依据地假定相等。

从公式 6.6 来看，Bray-Curtis 指数可以被解释为归一化的 Manhattan 距离（绝对值之差）。当有多个集群时，就像传统的基于距离的方法，集群的相似性是由两两计算 Bray-Curtis 指数并求均值得到的。不幸的是，该方法忽视了物种由三个及以上集群共有的情况（Chao et al. 2008）。

Renkonen（1938）提出了以下的相似性公式：

$$s_p = \sum_{i=1}^{S}\min(p_{i1}, p_{i2}) = 1 - \frac{1}{2}\sum_{i=1}^{S}|p_{i1} - p_{i2}| \quad (6.7)$$

该指数基于集群中物种相对多度的 Manhattan 距离，而不是 Bray-Curtis 指数采用的绝对多度。因此，该指数满足密度不变，是测度组成相似性的有效指数。当两个集群完全不同（即没有任何共有物种）时，该指数具有最小值，即为 0；当且仅当两个集群的相对多度完全一样时，该指数取最大值 1。继 Renkonen（1938）、Whittaker（1952，1972）和 Wolda（1982）的工作之后，该指数成为生态学家最为常用的指数之一。Gregorius（1987）也曾建议将其应用于种群遗传距离的测量。

Smith 和 Zaret（1982）在他们的模拟实验中发现，当由样本数据估计时，该指数会出现偏差，但是 Wolda（1981）建议对物种频度数据进行对数转换可以减少优势种的影响。该指数与 Bray-Curtis 有同样的缺点，即只能够通过两两比较测

度多集群的相似性，而忽略了物种由三个及以上集群共有的信息。

（6）距离指数

我们已经了解基于两个集群的 Bray-Curtis 指数和 Renkonen 相似性指数是归一化 Manhattan 距离的一些补足，而基于两个集群的 Morisita-Horn 指数是归一化欧氏距离的补足。应用集群间的归一化距离来发展两个集群间数量化变量的相似性或差异性指数是自然而然的途径。

已经存在很多距离公式，一些常见的包括欧氏距离、Manhattan 距离、Lance 距离［即 Willliam（1967）的 Canberra 距离］、Chi-square 距离、Minkowski 距离、Orlóci 的 chord 距离、Hellinger 距离（Legendre & Legendre 1998；Gower 1985）。如 Gregorius（1996）所指，“距离”指数和“差异”指数之间的差别为：距离指代成对的集群并且遵从三角不等定理，而差异指数可以指代任何数目的集群，并且不需要满足三角不等定理。标准 Minkowski 距离的补足即一个归一化的基于距离的相似性指数：

$$1-\frac{1}{S}\sum_{i=1}^{S}\frac{|M_{i1}-M_{i2}|^{p}}{R_i^{p}} \tag{6.8}$$

式中，$p\geqslant1$，R_i 代表第 i 个物种的多度范围（如最大值与最小值之差）。$p=1$ 时对应于 Gower（1971）相似性指数。$p=2$ 对应于基于欧氏距离的相似性指数。

限于“距离”只能计算成对的集群，该方法不能够被直接扩展到多集群的情况。因此，传统的两两比较求均值得到整个集群相似性指数会忽略掉两个以上集群的共有种问题。Anderson 等（2006）通过多元离差作为 β 多样性或不相似指数对该方法进行了修正。多元离差即单个集群与矩心距离的均值。因为多集群的共有信息包含于矩心中，该方法能够同时比较多个集群的相似性。

（7）基于共有物种多度之和的指数

上面所讨论的基于多度的指数是比较种对种的相对多度。也就是说，典型的相似性指数测量的是在每个集群里随机取样一个个体，它们属于同一物种的标准化概率。Chao 等（2005，2006）提出的一类相似性指数是测度从每个集群里随机取样一个个体，它们都属于共有物种（不一定为相同的物种）的标准化概率，即简单地将满足重复不变性质的基于出现率的指数转化为共有多度（shared-abundance）的指数形式。用 U 表示共有物种在集群 1 里的总相对多度，V 表示共有物种在集群 2 中的总相对多度。将表 6.1 里面的 a、b、c 分别替换为 UV、$U(1-V)$、$V(1-U)$，表 6.1 的最后一列是出现率指数的共有多度形式。当且仅当 $U=V=1$（即使两个集群里的多度分布不一样）时，这些指数达到最大值为 1。这两个“共有多度”指数在文献和程序包里分别称为 Chao-Jaccard 多度指数和 Chao-Sørensen 多度指数［如 Colwell（2006）的 EstimateS 及 Schloss 和 Handelsman（2006a）的 SONS］。

不同于进行种对种地比较多度的一般相似性指数，这些指数比较的则是两个

集群里共有物种的相对多度之和。表 6.3 里面，无论是组合 B 或者组合 C 类，对于每个组合中集群 1 的共有物种的相对多度之和是相同的（U=0.9），对每个组合的集群 2 而言也是相同的（V=0.65），导致 Chao-Sørensen 共有多度指数值和 Chao-Jaccard 共有多度指数值相等，尽管在这两种情境下，物种 a、b 的多度分布情况截然不同。尤其是组合 C 类基于种对种多度的相似性指数差异很大。

这些指数的一个主要的优势在于，由一些未见到的共有物种带来的采样不足产生的偏差能够被评估和纠正。同时，这种指数方法也可扩展到处理重复出现率数据。然而，用以比较多集群相似性的该方法的扩展形式，尽管在概念上很简单，但在统计方法上却较为复杂，目前仍处于研究当中。该指数在建立之初有对稀有共同种的敏感，同时也考虑了多度的权重，所以随着越来越多的共有种被发现，该指数值也会越来越不稳定。只有当研究的问题与这些指数的相似性定义一致时才能采用。应用和解释的例子可参考 Chao 等（2005，2006）、Anderson 等（2006），以及 Schloss 和 Handelsman（2006a）。

6.2.2　多样性与组成相似性

物种多样性与组成相似性及差异性之间有着紧密联系。若集群间组成一样，把它们组合成更大的集群其多样性不会改变。若集群间组成不同，将这些集群以相同权重组合起来，新的集群的多样性大于原来任何一个单独的集群。而比较联合集群与单个集群能够提供关于其组成相似性的信息，只要每个集群的权重一样。上面讨论的很多相似性指数或差异性指数都是从不同的途径来比较单个集群与组合集群的多样性。

（1）基于多样性指数的相似率

生态学家通常用 α 多样性（单个集群）与 γ 多样性（组合集群）比率的均值作为集群间的组成相似性指数（Lande 1996）。当该比率接近 1，可推断这些集群的组成一样。若比率很低，则可推断集群的组成高度差异。尽管这种推理在逻辑上可行，但其有效性还是要取决于所使用的指数。当使用最为常见的一些多样性指数，如香农熵（见第 3 章和第 5 章）$H_S = -\sum_{i=1}^{s} p_i \log p_i$或 Gini-Simpson 指数 $H_{GS} = 1 - \sum_{i=1}^{S} {p_i}^2$，若单个集群的多样性很高，计算单个集群的多样性均值与组合集群的多样性之比，那么这个比率总是趋近于 1（MacArthur 1965；Whittaker 1972；Jost 2006，2007；Tuomisto 2010），即便所有集群之间完全不同（无共有种）。在实际应用中，这样的问题频繁出现，而且可能造成一些错误的解释（Jost et al. 2010）。

基于 Gini-Simpson 指数和 Shannon 熵的相似性指数与增加相似性并不存在清晰的单调关系，也就是说，如果根据相似性指数的话，它们不能正确地对数据进

行排序（Jost et al. 2010）。因此，这些指数不能够用于推断时空尺度上的组成相似性。由于这种非线性存在，这些指数在应用于生态保护时也会带来一些误导（Jost 2009）。

数学生态学家Robert MacArthur最先注意到直接基于Shannon熵或Gini-Simpson指数计算相似性的比率存在的问题（MacArthur 1965）。他通过把这些指数转化为物种有效数来解决问题。物种有效数是要得到某个指数值的观测值所对应的相等多度的常见物种数。

例如，要找到Shannon熵等于2.4的物种有效数（假设2.4是由自然对数计算得到），我们需要计算出对产生Shannon熵等于2.4的相等常见物种数。答案为11个物种。Shannon熵通过指数转化为物种有效数：

$$^{1}D=\exp(H_S)=\exp(-\sum_{i=1}^{S}p_i\log p_i)=\text{Shannon 熵的指数函数值}$$

Gini-Simpson指数或者杂合度则通过下面的公式转化为物种有效数：

$$^{2}D=1/(1-H_{GS})=1/\sum_{i=1}^{S}p_i{}^2=\text{Simpson 集中指数的倒数}$$

MacArthur（1965）发现，当相似性比率的分子和分母转化为物种有效数时，则这些指数真实地反映出集群间的组成相似性，只要满足在计算集群多样性的平均值和组合集群的多样性时给予每个集群的权重一致。以相同的权重组合集群并非直接组合，而是给予其相同的比例。

在生态学中，一些多样性指数具备倍乘的数学性质，经济学里将其称为复制定律，这些性质使得其能很好地应用于多样性比率公式（Dalton 1920；Hannah & Kay 1977）。假设有N个生态系统的拷贝，这些群落有一样的物种多度分布，但是物种种类完全不同。复制定律即将这N个生态系统联合起来，其多样性为原来的N倍。很多有关多样性推理的形式里面都隐含着这一定律（Hill 1973；Jost 2009）。上面所述重复不变：指当集群具有N个重复，指数值仍不变。

Hill（1973）推导了服从复制定律的多样性指数的参数家族：

$$^{q}D=(\sum_{i=1}^{S}p_i^{q})^{1/(1-q)}$$

该公式给出了所有标准复杂性和多样性指数的物种有效数（Jost 2007）。如同前面所讨论的，q决定了指数对物种相对多度的敏感性。生态学家可以强调物种相对多度（$q>1$），也可以降低其影响（$q<1$）。当$q=0$时，该公式得出物种丰富度；当$q=2$时，即Simpson指数的倒数（Simpson 1949）。当$q=1$时（以物种自身的频度给予其权重），该公式在此处无定义（因为指数部分的分母为0），但是当q趋近于1时指数值存在且相当于Shannon熵的指数化值。由此，Shannon熵可以直接由表示多样性的数学公式计算得到，而不是来自其他领域。为了避免对多样性推断的无效性，这些指数在使用时优先于原始的Shannon熵或者Gini-Simpson指数（MacArthur 1965；Whittaker 1972；Routledge 1979；Peet 1974；Jost 2006，2007，2009）。遵循复制定律的组成复杂性指数是由Jost（2007，2009）及Tuomisto（2010）

提出的“真多样性”。

当使用遵循复制定律的复杂性指数来计算多样性比值，赋予每个集群相同的权重，并用公式 6.9a 来定义平均值时，相似性比值率的变化区间为 1/*N*（完全相异）至 1（完全相似）。这个范围不依赖于多样性，可容易地转化为区间（0，1）。

（2）将多样性分解为 α 和 β 组分

正如前面部分所提到的，α 多样性为一组集群的多样性的均值（不一定为算术平均值），γ 多样性为整个联合集群的多样性，后者大于等于前者，而当集群相异时，大于前者。因此，γ 多样性由 α 多样性和集群间的差异两部分组成。集群间的差异对 γ 多样性贡献的这部分定义为 β 多样性。

那么，α、β、γ 三者之间为何种关系呢？Whittaker（1972）提出 β 是由乘积关系得来的：α×β=γ。他将该关系式应用于物种有效数（物种丰富度、Shannon 熵的指数、Simpson 集中指数的倒数）。在他的讨论中，每个集群被赋予相同的权重，这适合于测量组成相似性。Lande（1996）提出 β 是由与 α 的相加关系定义而来的：α+β=γ。

该加法公式意味着其适用于多样性或复杂性凹指数[concave，其定义见 Lande（1996）]，如物种丰富度（见第 4 章）、Shannon 熵（见第 3 章及第 5 章）、Gini-Simpson 指数。该公式里，α 是集群的相似性指数或复杂性指数的加权算术平均值。β 等于 γ 减去 α。凹性质确保了 γ≥α 恒成立，所以此处定义的 β 为非负值。该方法与方差的加和分解极为相似。

上述两种方法分别称为将 γ 分解为 α 组分和 β 组分的倍乘分解或加和分解。然而，分解则意味着将 α（组内成分）和 β（组间成分）完全分离。好的分解方法则应当是将所有组内影响赋予 α，组间影响赋予 β。当分解完全，α 与 β 之间不共享任何信息，如分解不完全，则有交叠；它们应当是 γ 多样性或复杂性指数完全独立的两个部分。

当 γ 可完全分解时，任何一个特定的 γ 多样性测量值分解形式都是唯一的。若每个集群赋予相同的权重，所有的标准多样性或复杂性测量值都可以完全分解。对于物种丰富度（当阶数 q=0 时），完全分解形式为倍乘法：α×β=γ。对 Shannon 熵（当阶 q=1），完全分解形式为相加法：α+β= γ。对于 Gini-Simpson 指数，既非单纯相加也非倍乘：α+β−α×β=γ。对于所有物种有效数，或 Hill 指数的任何序数，亦即 Jost 定义的真多样性，具有倍乘法关系：α×β=γ（Jost 2007），组分为

$$^{q}D_{\alpha}=(\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{S}p_{i1}^{q}+\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{S}p_{i2}^{q}+\cdots+\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{S}p_{iN}^{q})^{1/(1-q)} \quad (6.9a)$$

$$^{q}D_{\gamma}=\{\sum_{i=1}^{S}[\frac{1}{N}(p_{i1}+p_{i2}+\cdots+p_{iN})]^{q}\}^{1/(1-q)} \quad (6.9b)$$

$$^{q}D_{\beta}={}^{q}D_{\gamma}/{}^{q}D_{\alpha} \quad (6.9c)$$

真 β 多样性是前面所提到的相似性比率的倒数，其变化范围为 1 到 *N*，给

出了完全不同的集群间的有效数。真多样性的 β 为集群之间物种概率分布的差异指数，是 Jost（2007）和 Tuomisto（2010）所定义的真 β 多样性。在 q=0 的特殊情况下，公式 6.9c 可以推导出 Whittaker 基于物种丰富度的 β 多样性 $S/\bar{S}$。研究者应用这些指数时，应至少计算 q=0、1、2 时对应的 β，以描绘出强调所有物种的指数（阶次 q=0）、强调常见物种的指数（阶次 q=1）及强调优势物种的指数（阶次 q=2）之间的差异。要让表述更为完整，可计算 q=0 到 q=4 或 5 对应的 β 多样性（超过 5 变化不大），这也称为 β 多样性的概览。如下面将要讨论的（见框 6.1 的示例），将指数标准化到单位区间后，可更容易地对相似性进行解释。

框 6.1　数值仿真：估计 6 个地点的树木与树苗的组成相似性

我们通过 Chazdon 及其同事搜集的 2006 年哥斯达黎加西北地区的 6 个丛林的频度数据来阐释多集群相似性指数。这 6 个地点的详细情况见 Norden 等（2009）。它们的面积都为 1hm^2，但是土地使用历史不同，并且禁止采猎。两个点是幼龄次生林：El Bejuco（EB，在 2006 年是 12 年林）和 Juan Enriquez（JE，在 2006 年是 12 年林）。两个是中龄次生林：Lindero Sur（LSUR，在 2006 年是 21 年林）和 Lindero El Peje（LEPS，在 2006 年是 29 年林）。两个老龄林：Lindero El Peje（LEPP，超过 200 年的树林）和 Selva Verde（SV，超过 200 年的树林）。这 4 个次生林多年来作牧场用，并在砍伐、燃烧后被废弃。其中三个位于拉塞尔瓦生物站（LSUR、LEPS 和 LEPP），另外三个距哥斯达黎加的 Chilamate 西部 7km。

每个地点 50m×200m（1hm^2）。在该例子中，我们根据大小考虑两类冠层树种：树木（胸径大于 5cm）包括冠层的棕榈，以及冠层的树种幼苗（胸径小于 1cm，高度大于 20cm）。在每个森林的 1hm^2 样地上对所有的树进行标记和测量直径。树苗的采样格局是：每隔 10m 有一个 2m×200m 的条带，一共有 5 个样带。表 6.4 总结了物种数目与个体数目。其中 SV 老龄林的树苗数目最多；72% 都是单个冠层的棕榈（*Welfia regia*）树苗。老龄林树木的丰富度最大，但是树苗的物种丰富度近似（Norden et al. 2009；表 6.4）。

尽管一些特定的树种占居了遗弃牧场并成为初级次生林的优势种，但次生林和老林之间共有最多的还是处于树苗期的物种，这是由于 6 个地点林下荫蔽的相似条件。因此，我们推测，6 个地点树木的多集群相似性低于树苗的多集群相似性。

表 6.4　在 4 个次生林和 2 个老龄林中观测到的物种丰富度

地点	2006 年时树林年龄	幼苗	树木
幼龄次生林 EB	12	65（3797）	56（498）
幼龄次生林 JE	12	58（2258）	48（546）
中龄次生林 LSUR	21	42（777）	51（762）
中龄次生林 LEPS	29	47（1303）	79（1093）
老龄林 LEPP	>200	53（1160）	89（618）
老龄林 SV	>200	54（5411）	114（832）
物种平均数		53.17	72.83
6 个点的物种数		97	184

注：EB、JE、LSUR、LEPS、LEPP 和 SV 所代表的含义见框 6.1。括号中的数字表示个体的数量。

这里，我们估计了 6 个地点树木的多集群相似性，然后估计了 6 个地点树苗的多集群相似性。表 6.5 中我们分别列出了树木和树苗对应于 q=0、1、2 的 β 多样性和多集群相似性指数值。计算对应于 q=0、q=1 的指数值时，我们使用了观测物种及其多度数据，这是由于这些数据的采样不足带来的偏差相对较低，不会对一般相对模型造成影响。对应于 q=2 的指数，我们使用近似无偏估计（Chao et al. 2008）。

表 6.5　6 个样点的树木和幼苗的 β 多样性与多集群相似性指数

指标	树木类型	q=0（存在/不存在）	q=1（基于熵）	q=2（基于 Simpson 指数）
β 多样性	树木	2.526 （0.052）	1.982 （0.026）	1.626 （0.037）
	幼苗	1.824 （0.034）	1.566 （0.011）	1.797 （0.019）
多集群相似性 C_{qN}	树木	0.695 （0.009）	0.618 （0.007）	0.535 （0.015）
	幼苗	0.835 （0.007）	0.750 （0.004）	0.467 （0.008）

注：β 多样性的公式在方程 6.9c 中给出，多集群相似性在方程 6.3 和方程 6.12 中给出。括号内为标准误。

基于表 6.5 和图 6.1（a）的多集群相似性图，对于 q=0、1 树苗相似性大于树木。但是 $q \geqslant 2$ 时，结果相反。这是由于当 $q \geqslant 2$ 时，丰富种对指数值的计算有重要影响。在该例中，造成这种情况的原因是 SV 老龄林里有 *Welfia regia* 这种极为丰富的物种。当去除该物种时，可以明显看出［图 6.1（b）］，6 个地点间树苗的相似性总是大于树木的相似性。当两两比较时，上述情况在 q=0、q=1、q=2 时仍然成立。

结果表明，在这 6 个地点之间，树木的 β 多样性大于树苗。这反映出常见树种在次生林和老林里的生态特异性。相反，树苗在两种林地里差异性较小，

未出现显著的生态隔离或者变异。在次生林地，很多树苗首次在这些丛林定殖（Norded et al. 2009）。渐渐地，随着耐阴物种进入个体大的分组中，物种组成的改变会导致树木种类的分化和重组（Chao et al. 2005）。q=0 时，指数只纳入了物种出现与否的数据，采样不足带来的偏差无法修正，而基于多度的数据可以提供更多信息，我们建议计算多集群相似性指数，尤其是 q=1、q=2 时，使用多度数据，这样可以给比较不同演替阶段林地的树木和树苗的组成相似性提供更为可靠和敏锐的测量标准（Chao et al. 2008）。

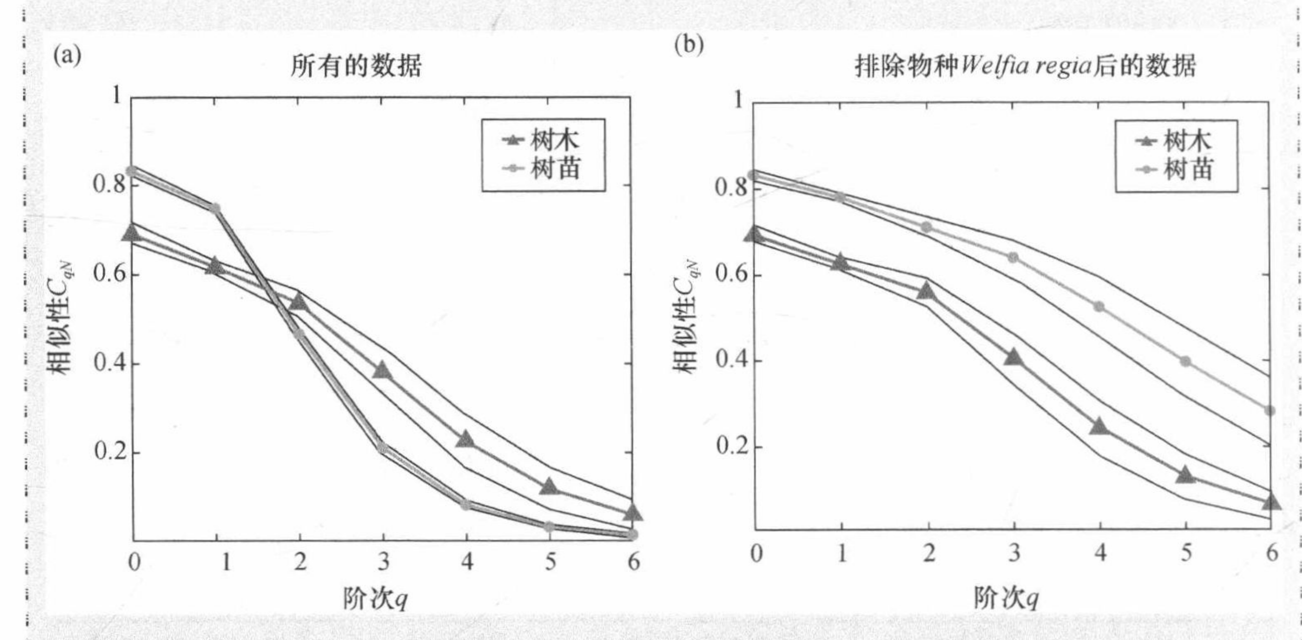


图 6.1 多集群相似性 C_{qN}（q=0～6）及 95%置信区间：x 轴为阶次 q；y 轴为相似性指数 C_{qN}。（a）所有数据；（b）排除物种 *Welfia regia* 后的数据。

当需要考虑集群所占面积或者集群的大小时，正如要测度区域异质性（Horn 1966）而非组成差异性，只有基于 Shannon 熵和物种丰富度的指数才能够完全分解为区域内多样性组分和区域间多样性组分（Jost 2007）。对于指数化 Shannon 熵，有以下几个组分：

$$^1D_\alpha = \exp(-w_1 \sum_{i=1}^{S} p_{i1}\log p_{i1} - w_2 \sum_{i=1}^{S} p_{i2}\log p_{i2} \cdots - w_N \sum_{i=1}^{S} p_{iN}\log p_{iN}) \quad (6.10a)$$

$$^1D_\gamma = \exp[-\sum_{i=1}^{S}(w_1 p_{i1} + \cdots + w_N p_{iN})\log(w_1 p_{i1} + \cdots + w_N p_{iN})] \quad (6.10b)$$

$$^1D_\beta = {}^1D_\gamma / {}^1D_\alpha \quad (6.10c)$$

式中，权重 w_j 是集群的相对大小（考虑面积或者总个体数）。β 变化范围为 1 到权重多样性，权重多样性是权重本身的 Shannon 熵的指数形式。当集群的组成完全不同时（即没有共有种时），取值为后者。当其他多样性指数使用不同的权重时，要获得集群间的差异信息就需要将其与更为复杂的指示性指数进行比较；讨论见

Gregorius（2010）。

对多样性的完全分解促使我们来比较倍乘方法和加和方法。Whittaker 的倍乘方法对物种有效数进行了完全分解。可以使用加和方法对 Shannon 熵进行完全分解，但加和分解并不适用于物种丰富度多样性指数和 Gini-Simpson 多样性指数。使用加和分解得到的物种丰富度对应的 β 多样性指数仍有用，但是该方法用于 Gini-Simpson β 多样性指数则不合理。当 α 很高时，β 必然趋近于 0，即使所有的集群完全不同（Jost 2006，2007，2008；Jost et al. 2010；Tuomisto 2010）。使用加和方法分解 Gini-Simpson 多样性指数后，其 β 多样性并不随差异性的增加而单调递增（Jost et al. 2010）。因此，它不能够作为差异性指数直接用于推断一组集群。在应用该指数之前需要对其进行标准化（Jost et al. 2010）。若对 Gini-Simpson 指数进行分层加和分解也会导致一些错误的结论，这是由于 α 多样性指数在较高的层次增加，因此金字塔顶层 β 多样性的值更小。

（3）使用 β 多样性的转换测量相似性指数

基于完全分解得到的 β 多样性是与 α 多样性相互独立的。然而，我们也对基于物种丰富度（或有效物种数）测度集群差异的指数感兴趣，这类指数也必须独立于 α 多样性。例如，当集群权重一致时，不包含在典型局部集群中的有效区域物种数可由公式 ${}^qD_\gamma-{}^qD_\alpha={}^qD_\alpha$（${}^qD_\beta-1$）给出。本质上来讲，它是对物种有效数的加和分解（但是注意，当 q 非 0 或 1 时要赋予集群相同的权重，并且确保 ${}^qD_\alpha$ 按上述方法计算）。Economo 和 Kiett（2008）使用该分解方法研究了 Hubbell 的生物多样性中性理论的结果。将其再除以（$N-1$）得到 ${}^qD_\alpha({}^qD_\beta-1)/(N-1)$，该公式给出了某一特定典型局部集群的物种有效数。由于这些指数依赖于 α 多样性，因此在比较区域的多样性或相似性时要谨慎解释。

当权重一样时，基于物种有效数的 β 多样性变化范围为 1 至 N。通过公式转换将其变换到一个单位区间，这些指数就可以测度相对组成相似性。所有的这类转换秉承了 β 多样性的重要数学性质（独立于 α 多样性，密度不变，重复不变等）。基于 β 多样性指数转换获得的相似性指数不限于两个集群的比较。β 可通过多种转换方式变换到单位区间，每一种转换强调了组成相似性的某一方面（Jost 2007；Chao et al. 2008；Tuomisto 2010）。其中一个转换与平均区域多样性呈线性关系，公式如下（Jost 2007）：

$$ {}^qS=(1/{}^qD_\beta-1/N)/(1-1/N) \tag{6.11} $$

当 q=0 时，该公式为多集群一般化 Jaccard 指数；q=2 时，其为多集群一般化 Morisita-Horn 指数。二者和另外的一些相似性指数是属于同一系列的，差别仅在于多物种相对多度的敏感度。

重叠指数 C_{qN} 同样也是 β 多样性的转换形式：

$$ C_{qN}=[(1/{}^qD_\beta)^{q-1}-(1/N)^{q-1}]/[1-(1/N)^{q-1}] \tag{6.12} $$

该指数家族包括了多集群一般化 Sørensen 指数、Horn 指数、Morisita-Horn 指数。这三个标准指数都测度了多集群相似性的同一方面，只是采用的权重不同。Morisita-Horn 指数是该指数家族中的特例，与共有种多样性及重叠度均有线性关系。因此，相比于其他的相似性指数，其有更为广泛的解释范围。将 β 多样性转换为公式 6.10c，区间在（0，1）的标准指数可用于比较多组集群的组成相似性。这个转换将 Horn 重叠指数（方程 6.4）一般化为权重不等的模型：

$$S_{H_w}=\frac{1}{-\sum_{j=1}^{N} w_j \log w_j}\sum_{j=1}^{N}\left[\sum_{i=1}^{S}\left(w_j p_{ij}\right)\log\left(1+\sum_{k\neq j}^{N} w_k p_{ik}/w_j p_{ij}\right)\right] \quad (6.13)$$

我们建议研究者采用自己的数据进行研究时，至少要计算 C_{0N}、C_{1N}、C_{2N} 这三个数值（框 6.1）。可以用公式 6.12 绘制对应于 q 的相似性图（q 从 0 到 N）。表 6.3 的集群组 A～D 即 C_{qN} 的应用范例。在集群组合 A 中，每个集群的所有物种对应多度一样，因此三个相似性指数值大概相等，即 $C_{0N}=C_{2N}\approx C_{1N}$。至于集群组 B，$C_{2N}>C_{1N}$，暗示着集群间优势种的相似性相对更高。相反，对于集群组 C、D，$C_{2N}<C_{1N}$，表明优势种的相似性相对更小。像 Simpson 指数一样，C_{2N} 比 C_{1N} 对优势种更为敏感。基于这些都标准化到区间（0，1）的指数，我们可以对 4 个组进行比较。组 A 和组 B 的三个相似性指数值都大于组 C 和组 D。基于 Horn 指数，D 集群组有最低的相似度。程序 SPADE 对于 C_{0N}、C_{1N}、C_{2N} 都有详细说明（Chao & Shen 2003a），该程序可免费由 http://chao.stat.nthu.edu.tw/softwareCE.html 下载。

6.2.3 集群间差异性和相似性的统计估计

实际应用中，集群间的相似性或差异性都是由研究对象的小样本来估计。传统上，我们假设样本间的物种频度能够较好地估计集群内的物种频度。由此在计算差异性或相似性指数时，样本频度数据可以替代集群本身的物种频度数据。这种估计方法称为最大似然估计（maximum likelihood estimation，MLE）。只有当样本相对于物种数来说较大时，集群内所有物种都出现在样本里，才在统计意义上有效。当样本相对较小时，稀有种未出现在样本里，我们的模拟表明了差异性指数的 MLE 估计一般偏大，相应的相似性指数则偏小。采样不足给正确估计相似性或差异性带来了挑战和困难。更为重要的是，对于一个集群能有效减小 α 多样性估计的偏差的方法并不能够直接用于对 γ 多样性的估计。这是由于集群间的多度向量不能够简单、直接地合并在一起，除非所有的集群取样程度一样，只有这时样本大小才能反映集群的大小。

采样不足造成的偏差大小还取决于多样性指数所采用的 q 值。当 $q\geq 2$ 时，任何基于 Simpson 指数的多样性指数都存在无偏估计。Chao 等（2008）提出了 C_{qN} 的无偏估计。β 多样性或差异性指数也可以有其自身的无偏估计。对 $q=1$，任何基于 Shannnon 熵的多样性指数都不存在无偏估计。未采样到的物种对指数值的计算

有一定的影响。可很大程度上消除 MLE 中采样不足引起的偏差的双样本折刀法（Schechtman & Wang 2004）已应用于 Horn 异质性及重叠指数（Norden et al. 2009；Goßner et al. 2009）。与 Chao 和 Shen（2003b）提出的估计单个集群的熵类似的基于覆盖度的 Horvitz-Thompson 方法，目前也面向多集群的方向改进。当 q=0 时，采样不足造成的偏差是较大的，尤其是对于那些高多样性的集群。而只有进一步明确该采样不足对丰富度测度带来的偏差时，准确地估计下界才是可行的（Chao 2005；Pan et al. 2009）。

不论如何估计多样性或者差异性，结果总是存在统计不确定性。生态学家传统上对估计结果进行零假设检验来量化不确定性，零假设意味着没有差异，然后计算随机重采样后得到的概率 p 值。该方法基本上是不合适的，毕竟人们感兴趣的并非是否有差异（自然群落之间总是存在差异的），而是这差异究竟有多大。那么问题就变成了参数估计而非假设检验。在参数估计这种方法里，我们通过一个置信区间来表示不确定性。当样本足够大时，我们可以使用自展法来计算指数估计值的近似置信区间（Chao et al. 2008）。当置信区间包括 0（相对差异性指数）或 1（相对相似性指数）时，观测者不能拒绝零差异性的假设。当置信区间不包括 0 时，观测者不仅可以拒绝零差异的假设，还可以进一步获得指数所在的区间范围。指数值的量级是相似性或差异性指数科学意义上重要的一面。通过与具有同等大小的指数值的简单参考集群相比较，可以帮助更好地理解相似性或差异性指数的量级大小。

6.3 展望

多样性和差异性指数的数学方法在遗传学、经济学、信息科学和物理学领域都有了激动人心的进展，但是这些领域的研究却没关注其他领域的研究进展。仍有不少关于差异性指数的统计学文献还没有引起生态学家的关注（见 Pardo 2006），进行跨学科的综合具有很大的潜力。似乎所有的学科都在单独地向同样的概念进发，而若每个领域的研究者能够关注其他研究领域的进展，我们就能够走得更快。q=1 的指数（基于 Shannon 熵）相比于其他对频度敏感的指数有自己重要的数学性质，并且最贴近生态学家对多样性和差异性的直觉（Jost 2007；Jost et al. 2010）。若根据 Sherwin 等（2006）的建议，生态学家或种群遗传学家能够推导基于中性模型的指数性质，那么这些测量指数将成为本领域的标准指数。

标准的相似性指数假设所有的物种之间具有相同的差异。然而，在很多重要方面，兔子群落和老鼠群落的相似性大于兔子群落与鲸群落。最近的一些指数考虑了物种在功能、遗传及其他方面的差异（Graham & Fine 2008；Allen et al. 2009；Cadotte et al. 2009；Pavoine et al. 2009）。然而，这些指数通常都是基于对一般化

Gini-Simpson 指数的加和分解（如 Hardy & Senterre 2007），这些差异性指数是不被认可的［表 6.2，见 Jost（2008）及 Hardy 和 Jost（2008）］。最近 Ricotta 和 Szeidl（2009）使用倍乘分解方法，并将 q=2 的多样性指数扩展为考虑了系统发生史和功能差异的指数。将该指数扩展到其他 q 值的情况和解决 α 多样性定义相关问题是很重要的。

6.4 要点

1）一般性的重叠指数 C_{qN} 是测量相对组成相似性的综合指数。它包括 Sørensen 指数、Horn 指数和 Morisita-Horn 指数，以及处理多集群的一般化形式，后者从整体上考虑了多个集群间的相似性。

2）Morisita-Horn 指数作为基于多度的相似性指数尤其有用，这是因为它能够由 Hubbell 的中性模型预测。

3）一些常用的相似性指数或差异性指数（传统加和 β 多样性和相似性指数、距离指数、Bray-Curtis 指数、组间方差）的表现并不如预期那样好，它们不一定反映组成的相似性或差异性。

4）集群间的差异与 β 多样性在概念上密切相关。对物种有效数进行“倍乘”分解，最能够体现 β 多样性的概念。β 多样性可以转换为 Jaccard 指数或 C_{qN} 相似性指数。

5）相似性或差异性的估算通常会面临统计学意义上的挑战，尤其是基于物种丰富度的那些指数，那么就需要采用一些特别的估计量。

第 7 章

测量时空上的生物多样性

Anne E. Magurran

我们忘了，每一个物种，即使是那些丰富的物种，在其一生中的某些阶段也会遭受巨大的破坏，或来自于天敌，或来自于与之争夺生存空间或食物的竞争者；如果这些天敌或竞争者能够受益于任何轻微的气候变化，它们的数量都会增加；当该地域充斥着特定物种时，其他物种数量必然会减少。

——达尔文（1859）

7.1 引言

群落总是随着时间和空间的变化而变化。在发展自然选择学说时，物种丰富度和物种属性随时间而改变的概念帮助达尔文形成了这样的思想。群落变化的思想也支撑了生态学的关键概念，如 MacArthur 和 Wilson（1967）的岛屿生物地理学理论，以及 Fisher 等（1943）、Preston（1948）和 Hubbell（2001）提出的生物多样性模型。然而，尽管生态学中随时间变化的过程的重要性是无可辩驳的，但与空间模型相比，生物多样性在时间上的动态模型获得的关注要少得多。部分原因是长时间序列的生物多样性数据相对缺乏，更为实际的是，在一些情况中，由于基金机构倾向于数据收集而关注前沿的研究，从而不资助需要长时间尺度的研究。近年的一些事实已经证实这样的观点是短视的，并且生态学家如今所面临的最为迫切的挑战是，从背景变化中识别关于人类活动影响生物多样性的信号的能力。达尔文意识到了，即使是气候发生很小的转变，都将会影响群落的组成与结构。但在缺乏好的基准数据的情况下，想要区分时间尺度上生物多样性的改变究

竟是源于气候变化还是所有其他可能途径是较为困难的。有限的信息也是使 2002 年全球可持续发展峰会提出的在 2010 年之前降低生物多样性下降速率的目标难以实现的重要原因之一。鉴于保护目标的确立与静态基准有关，对群落时间格局的良好认识对保护管理人员来说同等重要。物种丰富度随时间而变化，那么物种也不可避免地在群落或自然的保护区消失或被保存。好的保护规划（如 Rodrigues et al. 2000）需要意识到这一点，并以自然的物种周转速率为背景判断保护策略的成功与否，而不是以一种如同博物馆馆长看梵高的画集那样的方式看待物种。

群落所经历的时间上的变化分为两种形式。首先，群落从一种状态转变到另一种状态，这种定向改变能够反映那些内在的事件，如群落演替。干扰、污染、入侵物种，或者大灾祸这些外在因子能够使群落结构转换。当然，正如 Dornelas 等在第 17 章所指出的，想要区分自然干扰和人为干扰并不容易。其次，所有群落都会经历非定向改变。这些由迁入和灭绝，以及通过保存物种丰富度的时间变量等形成的物种周转与生态研究的很多现象有联系，它们包括竞争、捕食和种群动态。当致力于评估与自然基准有关的改变时，我们则需要考虑该群落的状态是否正在进行定向或非定向的改变。

人们开始慢慢地意识到生物多样性的时间格局是值得关注的，也正是因为这一点，到目前为止，很少有针对时间格局的方法。已有的文献强调分析空间数据的方法，而且通常假设这些方法可以不加修饰地用于有关时间格局的多样性。事实上，尽管通常来说这是行得通的，但是对于一些粗心的使用者来说还是存在不少陷阱。例如，在进行多样性的空间比较时，通常会取包含不同个体的子集，但是从时间尺度来追踪一个群落时，可能会出现重复采样的情况。接下来，我将汇总用于测度时间格局的方法，提供应用指南，并指出那些领域未来发展的相关内容。本章首先阐述变化的时间尺度，群落或者所谓研究单元的时间、空间、生物分类单元的边界。接下来，简要回顾说明测量多样性的不同方法，以及如何将有关时间格局的指数引入该方法中；并将区分评估基于时间的多样性变化的方法。多样性随时间的变化可以是多样性的数值大小或者群落组成上的变化，这些变化结合了时间信息，提供了深入观察群落结构的思路。本章回顾了经典的时间周转测度，表明物种-时间曲线能够用于估计物种周转。本章讨论了空间多样性模型和时间多样性模型的等同性，简要考察了将多样性分解为空间和时间两个组分的方法。此外，还讨论了用于评估物种多度分布动态变化的方法。

7.2 研究现状：变化的时间尺度和群落边界

像 Preston（1960）观察到的那样，生态学家得到的某个地点或群落的生物多样性相关结论会受到数据收集的时间框架的影响。Preston 指出了三个重要的时间

尺度：采样时间、生态时间和进化时间。根据他的观点，采样时间覆盖了影响物种存在和物种多度发生波动的时间范围，生态时间以演替的形式表现，而进化时间则对应于物种的形成和灭绝。在系统发育（参见第 14 章）和古生物学（参见第 19 章）的调查中，进化的时间尺度是隐含的，而寻求解释物种多度模式的模型（参见第 9 章和第 10 章）探讨了特性和相互作用，如资源限制和竞争，这是生态时间的特征。

采样时间初步看上去似乎是 Preston 的三个分类里面最难令人提起兴趣的，但实际上，它对有记录的生物多样性都有重要的影响。这里我们思考两个相关的问题：如何对群落进行好的采样？采样时间应有多长？正如 Bonar 等（见第 2 章）和 Buckland 等（见第 2 章）所揭示的，想要对一个群落进行彻底的采样是具有挑战性的。物种有检测不到的概率，这是由于物种昼夜活动水平不同，具有不同的生活期，两性的行为模式也不同。

然而，尽管合理采样有可能实现，如何决定时间界限却不容易。在理论上可以实现对一个群落的完美的拍照式的采样。例如，当训练有素的采样人员充足时，要在一天之内综合地评估一块林地上草本植被的多样性或者一块荒地上鸟的多样性是可能的。但是，这种方法会漏掉那些在不同季节开花的植物种类，或者那些尚存在于种子库里的种类。也可能忽略掉那些在沼泽地繁殖但在迁徙季节暂时离开的鸟类，却包括了那些飞来的候鸟。实际表现出来的群落和潜在的群落是有差别的。表现出来的群落是当时特定的时间点可能被采样而呈现出来的方方面面（前提是无采样误差）。而潜在的群落则包含了从长期来看一个群落的组成物种，这些种类却没有出现于某一特定时间点上。由于物种-时间曲线和物种-面积曲线都会以相同方式随着采样量的增大而增加，当我们想要推断一个群落的物种丰富度（或者其他多样性指数）时，需要考虑这种差异（见本章第 7.4.1 部分）。

例如，一个具有良好记录的河口鱼群落的物种数是年际大致稳定的（Henderson 2007），但是采样量累积的物种数会随时间而增加（见图 8.5a）。我们并不能明晰该群落到底是 81 个物种（采样超过 30 年的总物种数）还是 39 个物种（每一年的平均物种数）。若要测量物种组成，暂时缺席的物种的取舍也是要考虑的问题。因此衡量两个及两个以上聚居地实际发现物种数的差异程度的 β 多样性指数，取决于我们怎样考虑把某个物种归于该群落，因此又与评估的时间框架联系了起来。这样的考虑与估计“未采样到的物种数”是相关联的（见第 4 章）。

处理群落成员的方法之一是用已有生物学知识来决定哪个物种属于该群落（Ulrich & Ollik 2004；Ulrich & Zalewski 2006；Magurran 2007）。例如，鸟类多样性的调查通常会排除掉非繁殖或者迁移物种。Abbot（1983）指出，在估计时间周转时如果包括了那些“移民”，将是很荒唐的一件事。显而易见，我们在进行研究时就得关心那些核心物种，亦即群落里的固有种（Magurran & Henderson 2003）。

当然，无论哪种方法都依赖于清晰的背景信息。对于背景信息记录混乱的群落，再好的方法也行不通。

生态学家一般定义一个群落为在某一界定的区域内一组相互作用的物种。然而，研究人员经常考察那些在生物学分类上界限较为狭窄的群落，譬如农田里的鸟类或者丽鱼科。这样做是出于一些实际考虑，因为我们很难对一些尺寸差异很大的个体进行采样（这需要多种采样方法），这些物种的生活史具有不同的模式（如森林里的大树和一年生草本植物），或者说这些物种的种群大小不具有可比性（如细菌与哺乳动物）［更多相关讨论见 Loehle（2006）和 Magurrah（2008）］。在一个或者几个种群的数据基础之上对其他分类群的生物多样性做出推断也没有直接的必要性。对于不同的指示类群的有效性也有一些争论（如 Bibby 1999；McGeoch & Gaston 2002；McGeoch et al. 2002），并且在很多实例中，得到的结论表明，一些而不是所有分类群表现出相同的趋势。一项研究巴西亚马孙的 14 个不同分类群的案例，揭示了一些分类群（尤其是鸟类和甲虫）是能够提供有效信息的指示类群，但是同时发现，所有的分类群（group）的生物多样性模式并不相关（Gardner et al. 2007）。

政策制定者在测量生物多样性时通常对分类群不加以区分，并且也未能深入理解多样性这个术语背后的内涵（EASAC 2009）。但是生物多样性的相关结论，诸如生物多样性是否下降，或者保护管理措施是否有效，不可避免地受到群落定义方式的影响。这不仅包括空间界限和生物分类学界限，也包括时间范围。

7.3 测量什么？

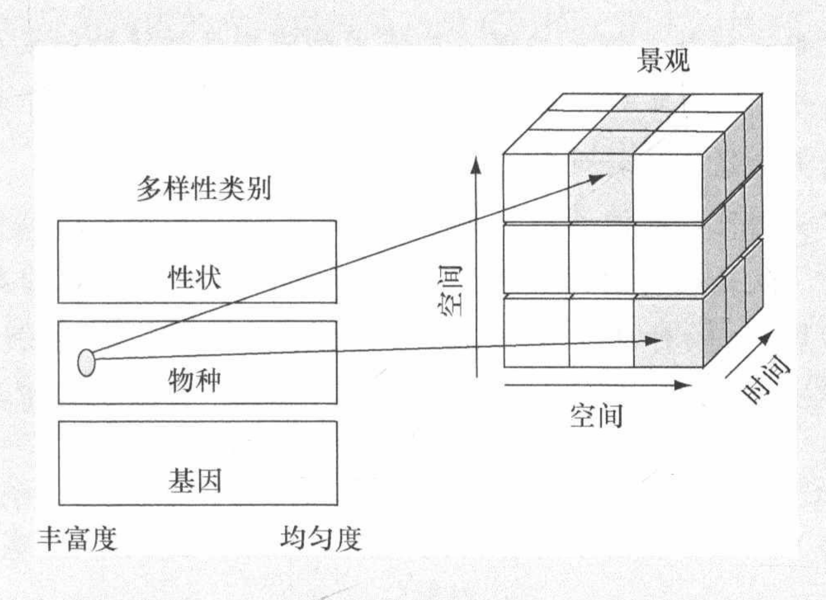
生物多样性的评估分为两个步骤。第一步包括筛选那些可以使用的多样性指数。正如贯穿本书所呈现的那样，我们有很多的指数可供选择。经典的多样性指数倾向于量化一个总体内的生物类群（丰富度）的总数或平均值，或者估计这些类群相对多度（均匀度）的变异（见框 7.1）。此外，还有很多指数同时考虑了丰富度和均匀度，如大家耳熟能详的辛普森指数和香农指数。正如框 7.1 所解释的，同样的方法可用于不同分类单元的测量，如基因、物种、性状。但是，对某一个单元类型来说，使用不同的指数会得到不同的多样性结论，正如应用于不同单元的一些在统计上相似的指数。

第二步则是在更大范围内推断多样性。现存的大量文献都关注不同多样性指数的优缺点，而很少去关注具有挑战的一项工作：通过不同时间尺度或空间景观尺度上的一系列样本多样性来得到可靠的结论。这些更为宏观的问题可以是以不同的形式呈现出来的。例如，研究者可能希望知道多样性是如何随时间变化的，譬如与气候变化有关；或者多样性如何随空间梯度变化，譬如与高度或者干扰有

关。也可以是从时间或空间尺度考察组成上的差异，以及评估景观尺度上的物种周转（框 7.1）。

框 7.1　生物多样性估计

生物多样性的估计可分两步走。第一步决定使用哪个生物多样性指数，第二步是在空间或者时间背景下检验所选择的多样性指数。例如，通常我们使用选择的指数来描述样地（在图表中用小阴影格子表示）的多样性，然后进一步了解在短时间内研究目标的多样性如何变化（由大的阴影区域代表）。无论在何种情形下，我们都必须明确调查的目标是什么，有哪些意义，以及怎样进行假设检验。



选择一个指数

在该例子中，有三个类型，即基因、物种和性状，每一类都描述了生物多样性的某个方面。丰富度记录了有多少不同的物种，而均匀度评估这些不同物种能被等同代表的程度。它们是很多异质性指数中的两个极端情况，这些异质性指数同时包含了丰富度和均匀度。尽管研究者一般只关注一类多样性，但所有上述类型的生物多样性都能够以相同的方式测度。例如，如果关注的焦点是物种，那么生物多样性可表示为物种丰富度，或者以香农多样性指数或辛普森多样性指数描述，抑或用均匀度指数。当关心基因多样性这一类型时，可以用等位基因的多度或杂合度来描述生物多样性。杂合度在统计意义上相当于辛普森指数。特征的多样性也能够以同样的方式处理。但是，尽管这些指数都能描述生物多样性，但这些多样性指数所刻画的内涵并不一样。本书第 4～10 章关

注物种多样性，第 13～16 章着重表型的可替代性、系统发生和基因。

评估时间或空间上的多样性

研究者通常想要在一个地方不限于使用某一个多样性指数。有两种方法可从时间尺度上研究多样性。一种是关注数据所对应的时间间隔扩大时多样性增加的速度。物种-时间曲线（见 7.4.1 部分）便是最为著名的例子，尽管可以用不同的指数来绘制多样性-时间曲线，并且这些曲线可能会帮助我们洞悉群落动态。另一种则关注在两个特定的时间点之间群落改变的大小程度情况。周转指数（见 7.4.4 部分）和物种丰富度分布（见 7.4.3 部分）能够用于该目的。当然，也可能我们是想要知道多样性的趋势，通过绘制所选择的指数-时间曲线则可以达到该目的(见 7.4 部分)，而其中我们仍然使用一些常见的多样性统计指数(如物种多度或者香农指数)。但是为何不能使用那些测度性状特征或基因的多样性指数还不得而知(也许真实情况是信息量过大)。随之而来的一个相关但不一样的问题是，趋势会发生反转吗？（见 7.5 部分。）

其他的方法则可能关注景观。例如，可能更想知道空间周转（经典的 β 多样性，第 6 章）是否随时间而变化，空间和时间周转二者之间谁更大；或者随着时间数据的累积，物种丰富度分布的结构是怎样的(见 7.6 部分)。关键在于，估计生物多样性时，我们不仅要确定使用何种指数，还要明确想要回答的研究问题。

7.4　估算时间上的变化

7.4.1　时间周转率：物种-时间曲线

长期以来，生态学家已意识到了物种丰富度随采样持续时间的增加而增加（Grinnell 1922；Fisher et al. 1943；Preston 1960；Williams 1964）。就像物种-面积曲线可以用来估计空间周转一样，物种-时间曲线能用于评估时间周转，这一观点是最近发展起来的，但已取得了一定进展（Rosenzweig 1998；White et al. 2004；White 2007；van der Gast et al. 2008）。White 等（2006）对类群广泛的近 1000 个群落的时间序列样本检验了物种-时间曲线。他们的分析结果说明物种-时间曲线是真实存在的，并表明幂函数和对数函数都能对其进行很好的描述，还发现，当使用幂函数时，指数一般为 0.2～0.4。有趣的是，更低的周转率（由较小的指数值表示）常常与更高的丰富度直接相关联。Shurin（2007）对该观察现象作了多

种解释。这些认识都强调在基础研究工作和实际应用工作中需要把时间尺度纳入考量。然而，对于想要评估多样性的人来说，Preston 关于物种-时间曲线和物种-面积曲线具有同等性的观点也是有实际意义的。

通过使用草地群落的长期数据，Adler 和 Lauenroth（2003）发现，正如 Preston 所预测的那样，随着调查面积的增加，新物种增加的速率降低。事实上，Adler 等（2005）通过 8 个独立群落的数据，强调了物种-时间-面积的一般关系。他们的分析表明，物种丰富度与采样对应的时间跨度和采样面积大小均有联系。他们还发现了时间-面积的负相关。这不仅意味着采样面积越大，物种-时间曲线的斜率越小，而且意味着采样覆盖的时间越长，物种-面积曲线的斜率就越小。因此，在估计物种的多度时，明确指出采样面积和时间很重要（Adler & Lauenroth 2003）。这也意味着，在估计与面积相关联的物种丰富度时（见第 4 章和第 20 章），当计算较以往收集数据所对应的时间更短或是更长时间上的多样性时，做简单的除法或乘法是错误的。实际上，White 等（2006）已指明，平均而言，一个区域在 10 年间所观察到的物种数是一年所能记录的物种数的两倍。

7.4.2　时间周转率：周转指数

另一个方法是用指数得到物种组成的时间周转率。例如，在连续时间段内共有物种的百分比（Lekve et al. 2002），另一个例子是平均物种丰富度与潜在物种丰富度的比率（Romanuk & Kolasa 2001）。

时间周转率指数（t）通常吸收了 MacArthur 和 Wilson（1967）有关迁入种与本地种灭绝动态相互作用的观点。例如，Brown 和 Kodric-Brown（1997）提出了：

$$t = \frac{b+c}{S_1+S_2}$$

式中，b 表示只出现在第一次调查中的物种数，c 表示只出现在第二次调查中的物种数，S_1 是第一次调查到的总物种数，S_2 是第二次调查到的总物种数。然而，如 Diamond 和 May（1977）指出的那样，调查的时间间隔区间会影响周转率的估计。他们提出的指数则考虑到了这一点：

$$t = \frac{l+g}{S \times ci}$$

式中，l 代表灭绝的物种数，g 代表迁移过来的物种数，S 代表观察到的总物种数，ci 代表调查的时间间隔。

另一常用方法即使用相似性或者（相异性）指数。例如，Zamora 等（2007）在评估地中海农业生态系统生物多样性时间上的变化时便使用了补足［相异性指数的一种类型（Colwell & Coddington 1994）］，而 Chytry 等（2009）在考察捷克的一个演替石楠灌丛的周转（turnover）时选择了 Jaccard 指数，正如 Sepkoski（1998）

分析古生代时期海洋大型化石的多样性时那样。很多相异性或相似性（或补足）指数，如 Jaccard 指数，使用了出现与未出现（1/0）数据。当然，也有的使用了物种丰富度的指数，如 Sørenson 定量指数（Bray-Curtis）和 Morisita-Horn 指数。Jost 等（第 6 章）总结回顾了周转指数。软件 EstimateS（viceroy.eeb.uconn.edu/estimates）则可以用来计算一些更有用的周转指数，或者很多其他生物多样性统计指数。

设计的相似性指数（或者其衍生指数）用于不同地域之间的比较。当估计时间周转率时，使用这些指数是没有问题的，但是我们必须考虑统计调查的时间间隔这一问题。当然，若研究的是某一特定时间段的周转，这应该可以得到解决（尽管可以想象仍然有对于可检测性差异的担忧）（见第 3 章）。

大概最简单的方法即绘制“时间周转率-调查时间间隔”曲线，正如 Russell 等（1995）在调查英国和爱尔兰境内岛屿上的鸟类群落周转时所做的那样。图 7.1 也给出了另外一个例子。只要样本的覆盖度合理，想要得知周转与调查时间长度之间的关系就是可行的。

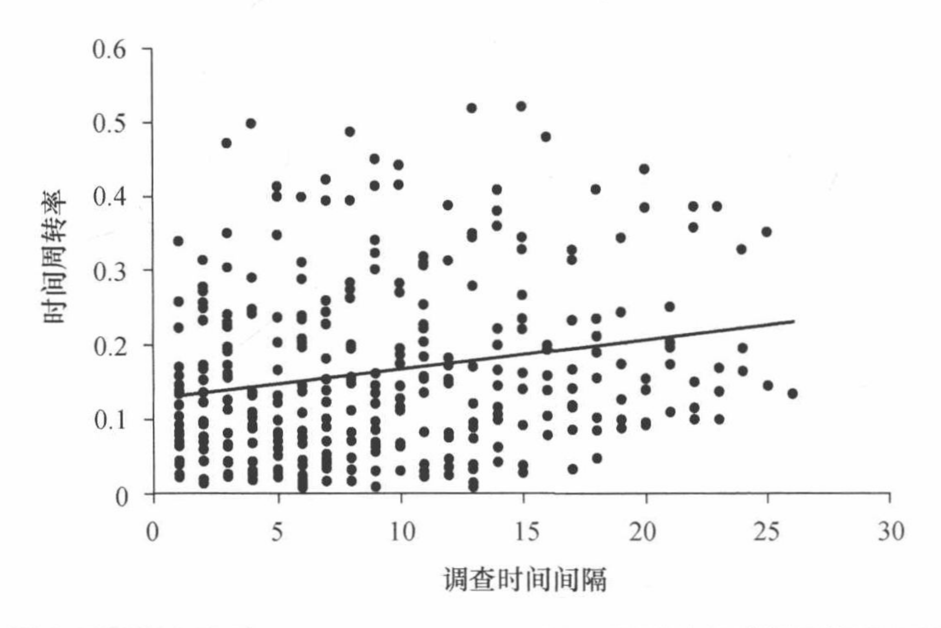


图 7.1　英国的布里斯托尔海峡（Bristol Channel）河口鱼群的“时间周转率-调查时间间隔”曲线图（这里用 1 减去 Morisita-Horn 指数表示时间周转率，时间跨度为 27 年）。第 8 章有该研究的更多细节。尽管较为分散，但图中依旧可以看出上升趋势。

鉴于生态群落的动态本质，样本间越来越大的差异一般会由较大的周转率所反映。尽管如此，一些地点或群落可能会呈现出比预期更高的周转率，而这可能与一些生态因子（如与迁入源的距离）有关，或者出于管理需要（如一个自然保护区通常有出乎预期的高转化率）。

绘制时间周转率-调查时间间隔图是将变化可视化的一种简单方法，并且可用于不同地点的比较（如通过比较拟合线的斜率）。另一种方法，就是对时间周转的

预期模式进行先验性的预测。

例如，Russell 等（1995）建立了一个平衡模型（见 MacArthur & Wilson1967）以解释岛屿鸟类群落的时间周转。尽管该模型合理地拟合了数据，但并不完全令人满意。随后，Russell 和他的同事建立了一个改进了的非平衡模型来比较不同岛屿间的周转。

7.4.3　用物种多度分布来评估变化

物种多度分布（species abundance distribution，SAD）作为考察生物多样性的一个方法十分吸引人，它能够描绘出群落结构的大概轮廓，而且比单一的指数能提供更多的信息（McGill et al. 2007，见第 9 章）。但是 SAD 不能够提供物种组成的具体信息。该性质意味着，比较的群落之间没有共有种或其他分类单位时，其优势便能体现出来。而当研究的目的是了解同一群落是如何随时间而变化时，它又成了短板，毕竟研究者希望知道多度分布的变化是否伴随着物种组成的变化。

研究人员通常想要弄清楚 SAD 之间是否互不相同。一个直接的方法即考察等级多度的斜率（Tokeshi 1993；Magurran 2004）。例如，在洛桑进行的公园草地试验中，过量施肥条件下，排序物种多度分布随时间而变陡，这是因为多出现了一两个优势种，然而整个群落物种丰富度减小（Tokeshi 1993；Magurran 2004）。

Q 统计量（Kempton & Taylor 1978；Kempton & Wedderburn 1978）也可用于比较不同的群落，而且受物种多度或者小部分多度极其高的种或稀有种影响较小。Q 统计量亦即四分点斜率，其为物种累积数量-多度的对数曲线。另一方法使用适用于特定模型拟合的观测来推断该群落的结构。正如 McGill 在第 9 章所指出的那样［同时见 Magurran（2004）和 McGill 等（2007）］，已发展出多个模型来描述和解释 SAD。例如，处于演替早期阶段的群落通常可以很好地被几何（Motomura 1932）或者对数序列（Fisher et al. 1943）模型描述，而对数正态分析模型（Preston 1948）通常可以更好地解释成熟的群落（May 1975；Magurran 2004）。Connolly 和 Dornelas（第 10 章）总结了适用于评估 SAD 的一些方法，同时也提醒我们，当我们从对数据拟合良好的模型中获得生态学结论时，仍需要十分谨慎。

上述检测比较 SAD 的方法已被很好地建立，但是并未为区分群落结构时间上的变化提供解决方案。而近期的一些发展似乎给时间上的分析带来希望，包括以下部分。

1）SAD 的变化很大，出现了多峰值（Dornelas & Connolly 2008；Dornelas et al. 2009），所以跟踪随时间而变化的峰值能够获得有用的信息。

2）经验性累积分布函数（对该方法的讨论详见由 Dornelas 等编写的第 17 章）在估计人为干扰对群落的影响方面是一个有效方法，而且可一般性地应用于识别

SAD 的时间变化或空间变化。

3）尽管经典的 SAD 不考虑具体的物种类别，但是研究人员正意识到这一问题，采用 SAD 框架来追踪标记物种的分析方法也正在发展之中[MacNally(2007)和第 8 章]。一个尤其有前景的方法应用了排序和跟踪排序的统计方法，如平均排序变化（Collins et al. 2008）。

4）从时间尺度上比较群落组成的方法逐渐发展起来，例如，通过使用欧氏距离来测度群落的组成与结构差异（Collins et al. 2000；Thibauil et al. 2004）。

5）目前有一些方法可以用来建模和评估生态群落的恢复力（弹性）。这些方法也许能够最终改进我们对群落随时间变化方式的认识，并且催生出一些估计这些变化的方法（Thrush et al. 2009）。

7.4.4 用生物多样性指数来估计变化

另一种比较简单的方法可以检验多样性是否随时间而变化，以及这种变化是否呈某种趋势。该方法选取一个合适的多样性指数（如香农指数或辛普森指数）以时间为横轴进行作图［见图 7.2（a)]。Buckland 等（2005）给出了这种变化的

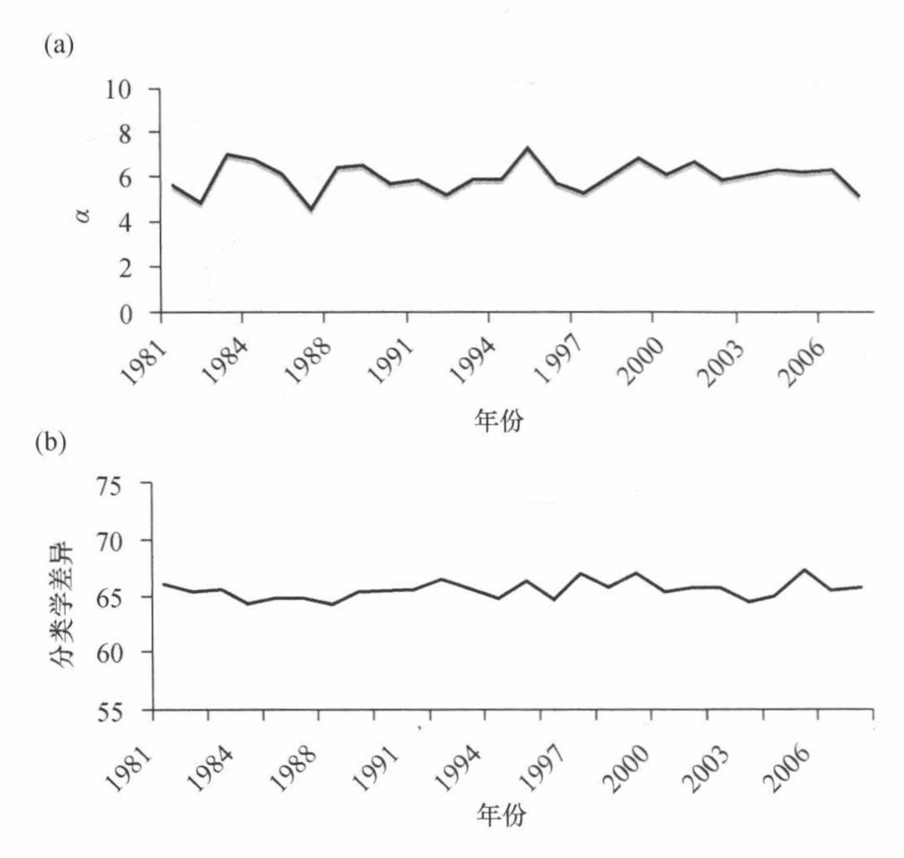


图 7.2 考察生态群落变化的一个直接方法即绘制多样性指数-时间曲线。该例子使用了布里斯托尔海峡河口鱼类群落的数据（如图 7.1），可以看出：（a）Fisher 的 α 多样性指数（Fisher et al. 1943；Magurran 2004）；（b）分类学差异（Clarke & Warwick 1998；第 14 章）。在该例中，多样性逐年有小幅度的波动，但并无明显随时间而上升或下降的模式。

统计显著性检验方法，并且解释了如何才能将该方法进行扩展，来检验区域水平上多样性的趋势。该方法具有直观性的优点。它也得面临如何选取最优物种多样性指数［讨论见 Magurran（2004）和第 5 章、第 6 章］，物种的可检测性是否不同，以及它们是否也随时间变化（见第 3 章），采样方法是否合适［见第 2 章和 Magurran 等（2010）］等问题。适用于其他方法的一些类似讨论本部分也有所涉及。当研究的目的是了解生物多样性是否具有一个趋势时，就会涉及其他一些问题，包括如何决定基准。一些方法，如地球生命力指数（living planet index，LPI）（Loh et al. 2005），任意选择一年作为基准，规定多样性在 0～1 这个区间，然后测度基于基准年度的多样性的相对变化。在地球生命力指数这个例子中，趋势是通过计算每一个物种，再组合在一起得到的。在实际情况中，选取任意基准也是可行的，但是因为这忽略了自然群落固有的变异性，所以生态上不切实际。更为重要的是，基准的选择对做出生态结论有很大的影响。例如，把鱼群当前的种群情况与不久前的数据作对比，看上去鱼群发生了实质性的恢复。然而，当从更长的时间序列来进行检验时，我们会得到这样的结论：相比于历史水平，目前的鱼群多样性水平是极低的（Hutchings 2000）。

本章所讨论的指数都是一些传统的指数，都是以物种为对象的。但是，我们没有理由不采用其他方法。例如，可能就有人想了解分类群差异随时间的变化［见图 7.2（b）］。最近，Pavoine 等（2009）建立了一种方法用于估算谱系 β 多样性，并揭示遭受过度捕捞的岩鱼群落多样性的实质性下降。该方法利用了系统发生和分类多样性的信息（见第 14 章），可用于空间或时间尺度的多样性格局的估计。当然，也有基于性状特征和功能多样性的指数（见第 13 章）。

7.5　测量变化速率的变化

前面的讨论专注于考察群落的生物多样性是否随时间改变的方法。而测量变化速率的变化是一个相关但不同的问题。研究人员和管理者都愈发想要了解群落或生态系统的改变在加速还是减速。2010 年降低生物多样性减少速率的目标即体现了这一诉求。多样性指数-时间曲线的斜率（描述见 7.4.4 部分）表示生物多样性的变化率（Magurran et al. 2010）。该趋势线的二阶导数则解释了斜率的变化情况，因此衡量了变化率。例如，当生物多样性正在减少，正的二阶导数值就预示着情况有所改善（亦即多样性降低速率在减小），而负的二阶导数值暗示着越来越糟糕的情形。Fewster 等（2000）和 Buckland 等（2005）则提供了方法来解释不确定性的计算。

7.6　用时间变化阐明群落结构

除了关注多样性随时间的变化，研究人员还希望通过有关群落的动态特征信

息来深入了解其结构。生态学的核心问题之一即为什么有些物种的数量很大，而很多物种却是稀少的（进一步讨论见第 8 章和第 9 章）。时间数据能够揭示核心种与偶见种的相对丰富度是如何影响多度分布的（Magurran & Henderson 2003；Loehle 2006；Magurran 2007）。然而，正如 McGill 所警示的那样，通过累积多个不同时间（或空间）的小样本来考察群落结构可能会得到一些人为假象，如通过赋予稀有种过高的权重。而基于时间和空间重采样获得的大数据已被广泛用于检验大量的 SAD 相关假设，如 Preston（1948，1960）的轮廓线。但是，这样的数据会模糊群落的界限（正如上面 7.2 部分所描述），使阐述生态模式与过程的联系变得困难。一个更好的方法可能是关注某群落的 SAD 何时、如何随时间而维持（如 Thibault et al. 2004）。

7.7　多样性在时间和空间尺度上的解析

从前面的讨论可以清楚地了解生物多样性随时间和空间而变化。而通过梳理时间和空间组分可以帮助我们了解多样性的主要来源。例如，Moreno 和 Halffter（2001）把一个热带蝙蝠群落的物种多度归因于 α 多样性（栖息地内多样性）和时间周转。Whittaker（1960）第一个意识到在景观水平上的空间多样性（或者 γ 多样性）能被划分为 α 组分和 β 组分。多样性的分解方法越来越受到关注（如 Lande 1996；Veech et al. 2002；Crist et al. 2003；Crist & Veech 2006；Jost 2007；对相关议题更完整的讨论见第 6 章）。到目前为止关注点都放在了多样性的空间分解上，不过，研究人员正渐渐地同时考虑空间和时间上的多样性分解（如 Tylianakis et al. 2005；Sobek et al. 2009；Tomasovych & Kidwell 2009）。

7.8　展望

多样性时间模式和变化的评估方法亟待改进，我相信在今后几年这个问题会越来越得到重视。事实上有很多方面都值得我们关注，但我下面会简要地提及 4 个更为重要和易驾驭的方面。首先，扩展多样性的分解方法，为考察生物多样性在时间和空间上的分布提供更好的研究工具是有用处的。例如，由季节性、年变化和其他周期事件产生的嵌套效果能在多大程度上解释物种的稀有性（或者常见性）？其次，大多数物种多度模型本质上是静态的，因此并不符合实际，但是可以进行修饰以纳入时间上的变化。再次，我们对群落如何应对干扰和从中恢复的认识仍然较少（McGill 2006）。越来越多的研究兴趣指向抵抗力和恢复力（Thrush et al. 2009），尤其是针对生态系统的功能（Loreau 2010），我希望这会进一步促进发展更好的方法来评估群落变化和测度群落对干扰的响应。最后，通过从关注单

一生物类群的变化到关注多个生物类群的变化，考察一个群落中不同生物类群的生物多样性随时间的变化也许会给我们带来新的认识。

7.9　要点

1）正如数十年来公认的那样，生态群落随时间和空间而发生变化。变化分为两种类型：定向改变，即群落从一种状态进入另一种状态（如演替），以及非定向改变（周转的结果）。

2）像 Preston 所观察到的那样，多样性变化可发生在采样时间、生态时间和进化时间尺度上。

3）研究人员可能希望评估变化的程度（时间周转），定量测量变化速率，或者利用时间上变化的信息深入理解群落结构。

4）时间周转能够通过物种-时间曲线来测度，也可通过周转指数，通过考察物种多度分布的变化，以及通过绘制多样性指数-时间曲线来测定。

5）调查的时间间隔会影响我们的结论，在分析时需要考虑这个因素。

6）测量和解释时间尺度上的生物多样性的方法仍有很大的发展或改进空间。

7）政策制定者需要认识到变化是自然而然的，是不可避免的，在制定保护计划时应考虑这一因素。

第三部分

分　　布



第 8 章

常见性与稀有性

Anne E. Magurran, Peter A. Henderson

8.1 引言

生物群落是由物种组成的，这些种类中有一些为常见种，而其他为稀有种，通常稀有种占据了种类中的一大部分。这种模式十分常见，被称为生态学的一个“定律”（McGill et al. 2007）。至今只有一个例外：一种名为金矿菌（*Candidatus Desulforudis audaxviator*）的细菌是唯一一种可以在地表下 2.8km 处的金矿中生存的有机体。尽管物种多度分布不均是普遍的，但分布的形状是不同的。这可以归咎于群落的固有特性，例如，热带的生态系统中更倾向于拥有较多的稀有种。然而这也可能是受采样的时间安排或空间范围影响，也可能受采样方法和采样强度影响。物种多度分布的细小差异常被用于推测群落结构化的机制，例如，在污染监测中，推断生态位分配的程度或评估干扰的影响（见第 17 章）。这些推测对于群落中稀有种比例的变化或常见性与稀有性的平衡十分灵敏。此外，物种的价值将取决于其在整体多度连续谱上的位置。群落中的许多功能，如生态系统服务的传递常取决于常见种，而稀有种则为保护的对象。

常见与稀有的模式已成为生态学基本问题，这些问题在管理决策中也有着越来越重要的作用。例如，相对多度或绝对多度可被用于制定某些保护措施的标准（Kunin 1998）。与此类似，物种多度比例的变化可被用于指导识别人类活动对生物群落的影响（详见第 17 章）。

本章我们简要地回顾一下常见性和稀有性的概念，通过测量多度或多样性的时间框架，可以展示我们对什么是稀有种或常见种的看法，总结对生物多样性进行评估的意义。

8.2 研究现状

Darwin（1859）很早就意识到不同类群的多度是变化着的，并在《物种起源》中给予了评论：稀有是各地所有分类类群多数物种的特性。包括 Wallace 和 Bates 在内的维多利亚时代的博物学家都在他们的著作中给出了类似的观察结果。

然而，追随 Raunkaier（1934）和 Fisher 等（1943）研究的 Preston（1948），给出了常见种及其在所有物种中分布的一般性解释。常见和稀有是普遍使用的术语，但不同情况下其具有不同的含义。正如 Preston（1948）所说，生态学家使用多度这一术语有几种不同的方式。它们是：

1）现存物种的个体总数——全球多度；

2）在一给定的区域（如一个样方）或地区内某一时刻出现的个体总数——局部多度；

3）群落中某个种的个体数与所有物种多度的比例——相对多度；

4）所记录或采集到的个体数——样本多度。

生态学家常关注样本中的物种多度，并将他们的数据用相对多度表示，因为这有利于数据集之间的比较。我们仅偶尔会关注某个分类类群的全球多度，这是由于该物种的个体数已大为减少。局部多度更易于处理，但由于无法普查区域内的所有个体，局部多度常由样本多度推断出。

这里我们关注的多度是用于构建物种多度分布或计算多样性统计量的。当然也有其他方法来定义物种是常见种还是稀有种。例如，Rabinowitz 和他的同事们（Rabinowitz 1981；Rabinowitz et al. 1986）提出了物种稀有性现状取决于其地理分布、栖息地特异性和本地种群大小。根据这样的定义，常见物种应具有广泛的地理分布、广阔的栖息地耐受性和较大的局部种群。所有其他类群只要具有 7 种稀有特点之一即被认定为稀有种。以下类型之一也是偶见的情况：较窄的地理分布、广阔的生境特异性和较小的局部种群（Thomas & Mallorie 1985；Rabinowitz et al. 1986；Magurran 2004）。

根据物种出现率来定义（见第 11 章）是另一种方法，出现率是指某一类群出现的单元格数或位点数（Gaston 1994）。物种出现数与局部物种多度具有相关性（Gaston & Lawton 1990；Gaston & Blackburn 2000）。由于对出现率的测量较为粗糙，使用出现率推断物种的稀有性会失之偏颇（He & Condit 2007）。

8.3 生态学的常见性和稀有性

物种丰富度是标志性的多样性测量指数。其被广泛使用且易于理解，如用来

指示生物多样性研究热点地区。尽管已在第 4 章做了详细的阐述，但精确估计现存的物种丰富度依然具有挑战性。由于物种丰富度指数给予所有物种同等权重，其本质上测定的是稀有种的数量。即使在高度多样化的集群中，物种丰富度依然容易导致我们忽视这样一个事实：一小部分物种对整体多度有很大贡献（如图 8.1 所示）。尽管一些稀有种是群落中的重要角色（如传粉者），但人们已越来越多地认识到常见种对生态系统功能有着显著贡献（Smith & Knapp 2003; Gaston & Fuller 2008）。此外，基于影响多度的生物过程主要取决于常见种的假设，生态位分割模型特别关注多度最大的物种而忽略稀有种（Tokeshi 1993）。对人类而言，常见种是十分重要的，它们可提供粮食，也可以是害虫。稀有种容易灭绝，而常见种则不需要保护。旅鸽（*Ectopistes migratorius*）是写入教科书的例子，它曾经是常见种，但现在灭绝了。还有许多其他曾为常见种的物种，如北美野牛（*Bison bison*）和秘鲁鳀（*Engraulis ringens*），经历了种群数量的急剧下降。

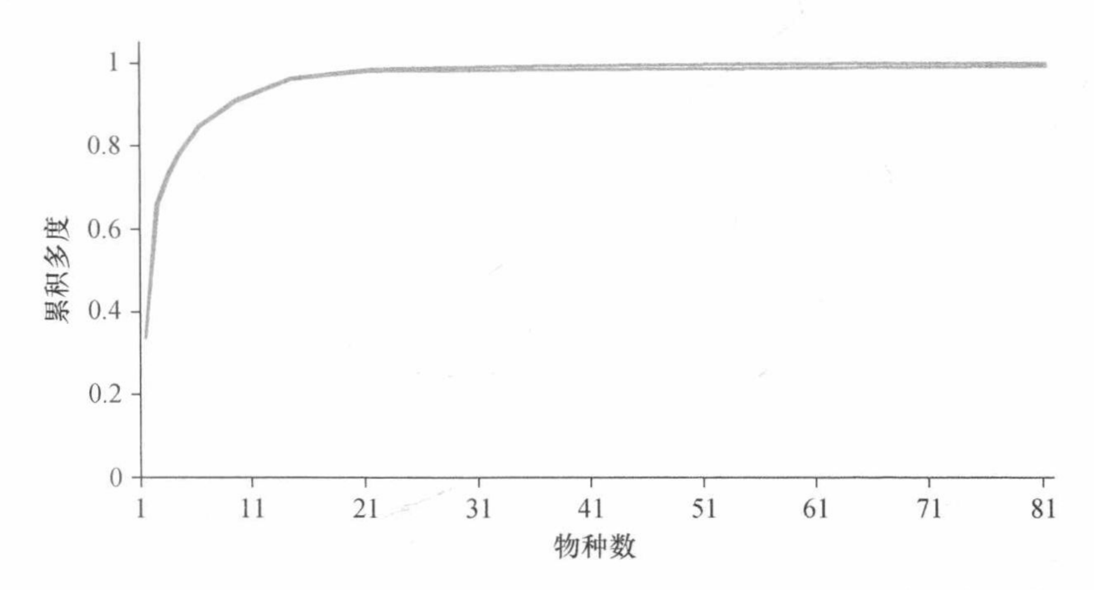


图 8.1　在英国布里斯托尔海峡的河口鱼类群落中小部分种类贡献了绝大部分的多度。近 30 年来每月对该群落采样一次（Henderson & Holmes 1991; Henderson 2007），共记录了 81 个种。本图依多度从大到小排列，展示了物种多度累积曲线。

大多数生物多样性数据的表达是用来描述相对多度的，如多度排序图（Whittaker 图）或类似于“Preston 图”的频数分布（图 8.2）。随着样本大小的增加（或集群大小的增加），大多数多度最大物种的相对多度必然会降低（May 1975）。例如，图 8.2 中描述的群落的例子中，大多数多度最大的鱼类的相对多度从采样 1h 的 82%下降至采样 44h 的 73%，且当采样时长为 167h 时下降至 67%。这些数据使用的是计数多度。同等换算为生物量时则结果分别为 67%、54%和 46%。

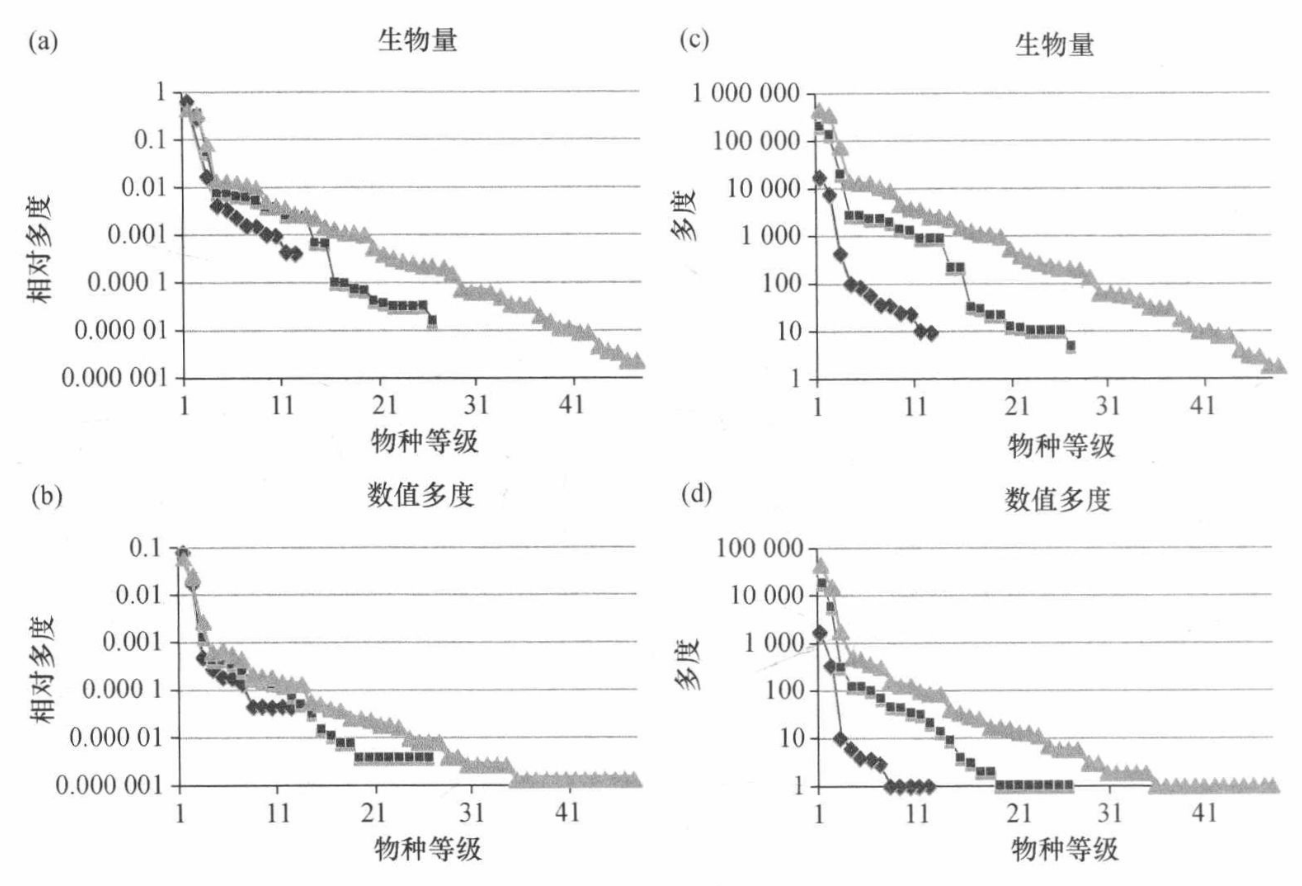


图 8.2 等级多度或 Whittaker 图是使用较多的展现物种多度数据的方式。在常规的多度测量中，无论数据相关与否，在该图中的图形均与采样密度有关。本图为 PAH 用之前描述的方法，于 1996 年通过 167h 的高密度采样所调查的来自于英国布里斯托尔海峡河口鱼类群落所得的数据（Henderson & Holmes 1991；Henderson 2007）。每幅图上三条曲线上的点分别表示不同采样周期所能采集到的种类数：1h（◆）、44h（■）和 167h（▲），所采集到的物种数分别为 12、25 和 47。(a) 和 (b) 描述的是使用了生物量（鱼类湿重）或多度数值（个体总数）之一的相对多度数据图形。(c) 和 (d) 描述了绝对多度的响应图形。当使用绝对多度时，不同采样标准下的稀有度也具有可比性（一个个体或其相应的生物量可能是最小的单位）。一个由十分稀有物种组成的离散群可由多度数值而非生物量判定。

相对多度图有助于对群落大小和组成变化的群落结构进行研究（McGill et al. 2007）。然而自然群落中相同的物种其多度若未加以转换则会呈现不同的分布模式。例如，特立尼达地区淡水鱼类群落中大多数优势种的绝对多度与群落大小无关，相反，优势种相对多度随着鱼类丰富度的增加而下降（根据 Dornelas 等待发表数据）。这一观测对生态位的确定和物种聚类有重要的意义。对于特定的环境条件，其物种多度（至少在计数上）有一个上限值（Lawton 1990）。举例来说，特立尼达的溪流古比鱼（*Poecilia reticulata*）通常为数量上的优势种，但其整个种群可利用的资源，如食物和生存空间，为多度设置了上限（Magurran 2005）。

在沿气候等环境梯度具有可比性的群落中，我们对常见种的多度是如何变化的仍然知之甚少。但是，如果观察到的差异比预期的要大，那就很有趣了。

如果某些物种是常见的，那么更多的物种是稀有的。然而，问题是生态调查

会使人觉得极端的物种稀有性是普遍的。Coddington 等（2009）分析了 71 项最新的热带节肢动物调查后发现，平均 32%的物种是只出现单个个体（单体）（图 8.3）。这就意味着集群中 1/3 的物种是单体的，这是没有任何生物学意义的。事实上，即使不是全部，它们中的大多数也是可繁殖的成员，即繁殖种群。现已提出多种解释来说明单体在种数上的优势，特别是被发现于热带集群中的种。这些解释包括栖息地特异性（如 Price et al. 1995）、存在流浪种（如 Southwood 1996）、无法被鉴定的幼体形式（如 Longino et al. 2002），以及采样影响，如为了捕获某种个体而设置的陷阱却偶然出现了另一物种的个体（如 Scharff et al. 2003）。Coddington 等（2009）指出，生物学假设、个体特别小、隐藏生境、雄性比例高、成群分布无法解释单体生物的观测频率。相反，采样不足则是可能的原因。他们提出真实的单体频率可能大约为 4%。一个关联的问题是物种的可检测性不同（见第 3 章），这导致某些类群似乎比它们在自然界的真实情况更稀有（或更常见）。

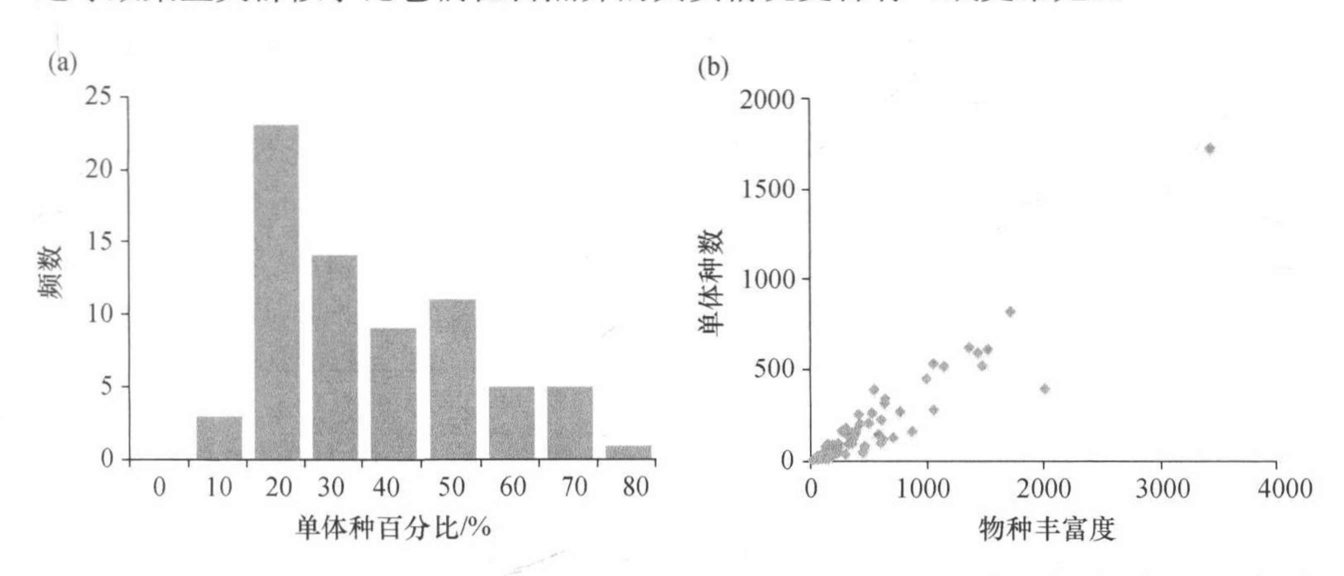


图 8.3 （a）热带节肢动物调查中单体种百分比的频数分布。（b）单体种数量与物种丰富度的关系，数据来源于 Coddington 等（2009）。

许多群落保留着一小部分活化石，腔棘鱼（*Latimeria chalumnae*）和紫杉（*Taxus baccatus*）是两个著名的例子。这两个物种代表着曾经的优势种群，现在的分布常多度极低或高度局域化，其稀有现状使得相对应的特殊病原体、寄生虫、肉食者及草食者的种群进化或维持变得更加困难（类似于苹果电脑受到的病毒攻击更少）。例如，紫杉是一种古老的森林树种，相应地以它为食的草食者也很少。Kennedy 和 Southwood（1984）指出，两种英国橡木树种（*Quercus*）维持着 423 种昆虫，而相应的紫杉仅维持着 6 种昆虫。除此之外，存在使种群维持较低密度的适应性。对于紫杉来说，这种关键适应性是特别长寿。因此物种在一个任意时间点上可能是很稀有的，而其成熟的个体在这段时间内却是十分持久稳固的。其他的例子，如一些稀有淡水鱼类也有相应的适应性来使种群维持一个相

对较低的密度（Magurran 2009）。例如，地理上隔离的白鲑属中的三个物种——普伦白鲑（*Coregonus pollan*，pollan）、似鲱白鲑（*C. clupeoide*，powan）和文第斯白鲑（*C. vandesius*，vendace）在最后一次冰期时在不列颠群岛存活下来，同时幸鳉科的一些种类却自然地限制性分布于墨西哥，如 *Characodon audax* 和 *Allotoca catarinae*。

研究者对于物种稀有（或常见）的判定依赖于其所研究的采样地点、采样时间和采样持续时间及计量多度的单位。在一个地区稀有的种可能在另外一个地区有更高的多度。Murray 等（1999）提出一个问题：位于等级多度曲线末端的树木物种，在其地理分布范围内是否均为稀有种？他们发现干燥硬叶木森林中 91%的物种和温带森林中 95%的物种分别在其他地区有较高多度。同样，某些物种为典型的低多度种类，或明显不存在于集群中，然而会在某个时段出现特别高的多度。蝉类就是这类生物的典型代表（Yang 2004）。

多度的计量方法也会影响稀有性的判定。计数多度（个体数）和生物量是两种常用的计量方法。能量消耗是另外一种方法，其通常为推断而不是直接测量。目前越来越清楚的是，在物种多度分布结构及物种相对多度排序的研究上，不同多度计量会导致不同的结论［如 Saint-Germain 等（2007）、Marlon 等（2009），以及 Henderson 和 Magurran（2010），见图 8.2 和图 8.4］。

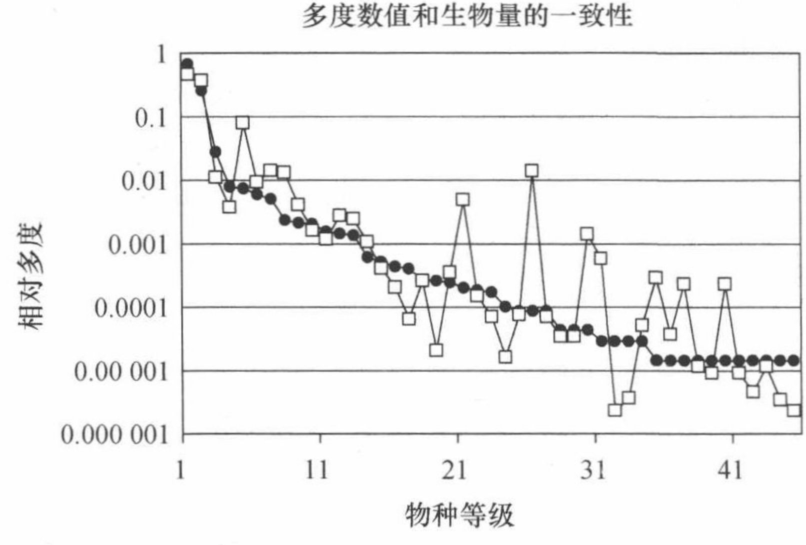


图 8.4 度量方法的不同会使物种具有不同的排序。本图显示了对某河口鱼群的集中调查（同图 8.2）中，多度数值（●）和生物量（□）分别表现的等级多度点。其中，物种排序是基于多度数值。

生物多样性调查需要大量的资源投入（Lawton et al. 1998；Gardner et al. 2007），意味着快照式采样是常见的。然而有时长期的调查也是可能的，现在大家也已经意识到，类似于物种-面积曲线，生物多样性会随着采样持续时间的增加而增加（Preston 1960；Rosenzweig 1995；Thibault et al. 2004；White et al. 2006；Magurran

2007，2008；White 2007；见第 7 章）（如图 8.5）。物种数的增加很大程度上应归因于多度低的物种的偶然出现。某些情况下这可能是因为一些特殊种类的多度太低，以至于未必能采集到。还有可能是这些稀有种反映了群落会经历的物种时间周转（外来种移入和本地种消失）（MacArthur & Wilson 1967）。同一样点的重复采样被认为可增加采集到的稀有种的数量（McGill 2003a；Magurran 2007）。除了一些特征明显的群落外（如 Magurran & Henderson 2003），要鉴别稀有种是属于这个集群还是只是“过客”并非易事。未来的研究有望解决这一重要难题。

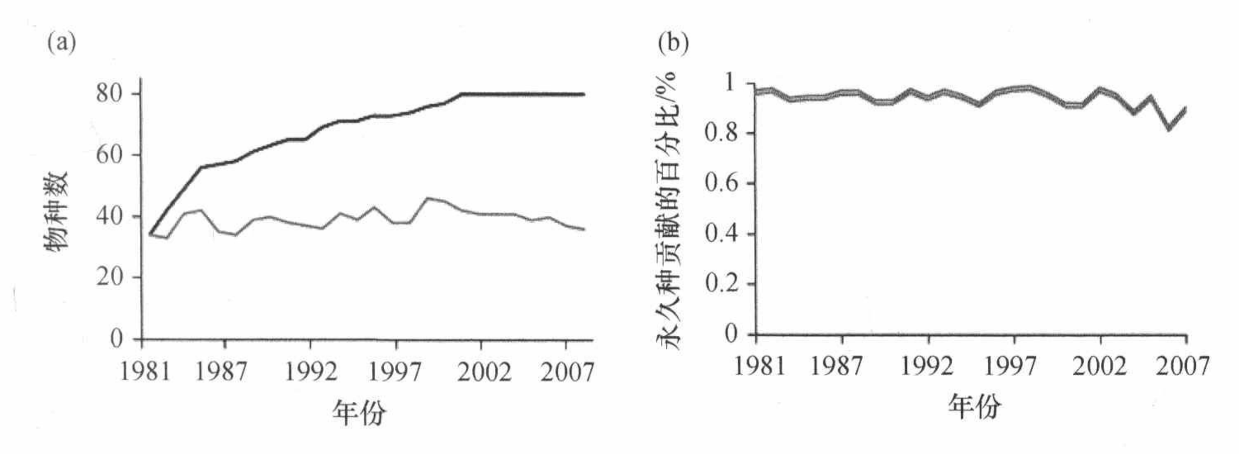


图 8.5　（a）尽管某河口鱼群的物种累积次数随着时间而增加（Henderson & Holmes 1991；Henderson 2007），但每年的物种丰富度依然保持不变。总记录种数的增加是由于偶见种，即偶尔出现于记录中且多度极低的稀有种。（b）系列中每一年总多度的百分比归因于在所有年份均出现的物种。

8.4　评估常见性和稀有性

常见种和稀有种的鉴别是个常规问题，但这未必是件容易的事。生态学家在评估功能时也希望区分常见种和稀有种。对一些物种丰富度的估计量也需要给出常见和稀有（或频繁和不频繁）的分界线（如 Colwell 2009；第 4 章）。此外，稀有种和常见种（优势种）的变化模式也是环境影响的重要指示（如 Warwick 1986；Warwick & Clarke 1991）。

划分常见种和稀有种的最直接方法是根据它们在等级多度点图上的位置。然而确定常见种和稀有种之间的分界线并不容易。现在已提出了许多方法。方法之一是预先设置一个分数来划分物种的稀有性和常见性。例如，等级多度分布的上、下四分位数可分别被用来鉴定常见种和稀有种（Gaston 1994）。这个方法的缺点是不利于那些稀有种数量多的集群，如之前提到的热带节肢动物（Coddington et al. 2009）。更进一步的难点在于四分位数法会由于测量方法的不同而将不同的物种判定为稀有种。计量方法的问题同样存在于其他稀有种的判定方法中。

第二种方法采用了对稀有的明确定义，如单体种状态（Magurran 2004）。单

体的出现很大程度上是对采样程度的反映。出于同样的原因，大多数优势种的绝对多度通常也是对采样强度的一种测量。对生态上有意义的对象进行彻底的普查是有必要的，例如，研究一个池塘或树洞中的群落时很适合使用绝对多度。

第三种方法是结合物种的生态学，特别当它们是集群中的关键成员时（Southwood 1996）。Magurran 和 Henderson（2003）在一个河口鱼类群落中发现物种出现了双峰分布。这项研究已经持续了将近 30 年，每月进行采样。某些物种在记录中的大多数年份都有出现，即核心种。这些类群通常具有较高多度。相反，那些出现得不频繁的偶见种则多度较低。核心种通常与河口的栖息地相关联，反之，偶见种主要发现于其他生境如岩石滨岸。相似的分布模式也已发现于其他系统中，如森林膜翅目和土鳖虫（Ulrich & Ollik 2004；Ulrich & Zalewski 2006）。有趣的是，核心种和偶见种在物种多度分布上有不同的信号特征。偶见种即物种分布曲线长尾上的稀有类群；采样持续的时间越长，这条长尾就越显著（McGill 2003a）。

第四种及其相关的方法是回答物种多度分布中是否存在多度聚类组。Ugland 和 Gray（1982）建议用对数正态分布来表示三个生物类群的重叠：一个大的类群是稀有种，另一小的类群是中等的优势种，第三个类群也是最小的类群，是具有极高多度的类群（Gray 1987）。最近的研究揭示出，经验性物种多度分布确实为多峰模式（Dornelas & Connolly 2008；Dornelas et al. 2009）。这些模式（至少三个）可被用于鉴定稀有类群和常见类群。此外，基于之前的核心种和偶见种的划分，有可能根据一个已知系统的生态学知识使用特定的模式划分物种类群。

作为另一种可供选择的方法，我们可将物种划分为常见类群和稀有类群，统计不同类群的频数，或在等级多度点或其他点图上进行识别。Rabinowitz 的方法（Rabinowitz 1981；Rabinowitz et al. 1986）是选择之一，但其他的方法也可行（如 La Sorte & Boecklen 2005），如区分物种是否为持续的常见种及其所经历的交替循环中的多度高低等。

最后的建议是追踪物种的多度或标记物种的排序（Murray et al. 1999；MacNally 2007；Collins et al. 2008）。举个例子，人们可能会对物种的自然保护价值的排名，或对那些有商业价值的物种，如害虫或收获物种感兴趣，也对其在不同栖息地间的变化及其与气候变化的关系感兴趣。或者，也可检验一组物种，如一个群落中部分优势（或稀有）物种的相对多度在空间或时间上的变化。当然这也需要发展适当的零模型，因为要区分这些变化究竟是由人类活动引起还是由生态过程导致（如周转），或是由于偶然或采样上的误差。

8.5 展望

自然界中特征性的物种多度分布成为生态学中为数不多的定律之一。生态学

家在 20 世纪的大部分时间都致力于解释不同模式，并为了这个目标已发展出统计学模型、生物学模型及中性模型（McGill et al. 2007；第 9 章）。然而生态学家在解释自然物种的多度分布时面临的困难之一是，存在对观测模式预测能力相当的多个竞争性模式。一个前瞻性的方法是修正 Preston 所定义的常见和稀有的概念，但是从这个角度来看，而不是以不同的方法来区分。通过在时间上追踪群落和了解在给定时间点上物种是否是分布的末端，物种多度模型似乎能够满足这样的挑战。这是由于稀有种具有持续低的多度，它们可能是迁入者或者偶见种，处于种群循环的衰退期，从而显示出这一系列的性状，又或许代表人为采样导致的结果。将计数多度和生物量的分布联系起来，可为理解常见性和稀有性的含义提供新的见解。

8.6　要点

1）生态群落中物种的多度是有差异的。通常，少数种为常见种，一些则有中度的多度，而更多的种则是稀有的。

2）一位研究人员所得到的关于群落结构的结论依赖于多度计量的方法，多度以绝对值或相对值来表示。采样在时间和空间上的跨度同样会影响对常见种和稀有种的认识。

3）极高的稀有性，如热带节肢动物群落采样中出现大量的单体物种，可能是由采样不足或被检测率不同等其他采样上的问题所导致。在解释稀有种群之前应先说明这些问题。

4）有许多方式可用于分解群落，例如，可将群落分为常见和稀有两大类，在物种多度分布中识别不同的分布模式，或追踪标记的物种。这些选项都被讨论过，但需要指出的是，这是一个值得更多注意的方向。

5）历史上，对物种多度分布的分析是通过对物种多度进行排序或根据多度对物种进行二择一的分组。包括这些分析在内，对不同稀有种和常见种的分布模式的检验有助于深入理解影响生态群落结构的生态过程，以及解释多样性在空间和时间上的变化。使用不同的多度计量方法来描述稀有种和常见种也是有益的。

第 9 章

物种多度分布

Brian J. McGill

9.1 引言

物种多度分布是对群落中的物种之间多度差异的定量表征。简而言之，是关于常见种和稀有种的表述（见第 8 章）。就其本身而言，这涉及一个生态学基础研究（物种的多度与分布规律：Krebs 1972；Andrewartha & Birch 1984）和保护生物学［由 Soule（1986）定义的稀有性的研究］的核心问题。由于定量测量可追溯到 1909 年（Raunkaier 1909），解释模型可追溯到 1932 年（Motomura 1932），因此物种多度分布作为生态学中最古老的模式之一不足为奇。使用了足够的物种数（至少 3～5 种）的每一个物种多度分布表现了相同的模式：大多数物种是稀有的，只有少数物种是常见的。简言之，即“稀有种是常见的，常见种是稀少的”。

或许最常用的物种多度分布的定义是用来表述一个群落的可比较的多度向量。“向量”的概念意味着对物种进行多度测量。“可比”的概念意味着这些数据对于比较而言是敏感的，不同的数值代表着差异。最低限度的可比性要求数据是真实密度，或者所有物种的多度测量值都采用相同方式估算而得。很好地定义一个群落是极为困难的。尽管群落生态学是生态学的核心学科，但生态学家还从未对群落给出一个真正可操作的定义。这里我们所用的群落是指在时间和空间上部分重叠的一组物种，这些物种之间有合理的机会发生相互作用。时间和空间的范围是可变的。对于草地常见的空间范围至少是 $0.25m^2$。对微生物而言，一般空间幅度是毫升量级，而其群落也可覆盖整个大陆。同样，时间范围可以从一个时间点（如一天）到古生物学研究中的数百万年。群落的分类范围同样是可变的（如植物，其范围可由一个属到整个植物界）。关键的标准似乎是期望成员之间具有潜在相互作用和尽可能详尽的物种名录（物种不可被随意删除）。已收集的大量数据表明，这些数据集符合定义“群落中物种之间可比多度的向量”。几乎所有具有多个物种

和多度（密度或多度指数）的数据集都符合此标准。

需要考虑的一个问题是用什么测量多度，或用什么“单位”来计量。尽管个体数是目前为止使用最广泛的，但当应用于克隆植物时这种方法有局限性，同样也会曲解在生长阶段较为模糊的物种，如植物和鱼类，即使同一个物种，其多度也会呈数量级变化。常用的测量变量有个体数、覆盖百分比、生物量和能耗。人们认为能耗可能更能反映群落组织中的实际调节过程，应优先选择（Tokeshi 1999）。一般而言。使用这些测量方式所观察的分布都是相同的，然而一些细微但可能重要的差异的确存在（Wilson et al. 1996a；Chiarucci et al. 1999；Connolly et al. 2005；Morlon et al. 2009）。

人们会用物种多度分布做什么？一些显而易见的应用包括：

1）来检验关于群落构建的模型和理论；

2）以管理为目的而鉴别稀有种和常见种（通常是当关注稀有种时，需要定量评估稀有度以确定某些种比另一些更优先）；

3）用来作为某个地点上生态系统健康的指示；

4）用来比较两个或更多地点（或一个地点的不同时间），例如，如何比较两个或更多群落的物种多度分布（SAD）沿生产力梯度或沿人类干扰强度梯度的变化。这些比较可以与第 1～3 点目标同时完成。

迄今为止，用途 1 可能是最广泛的。已有大量文献致力于应用物种多度分布来检验群落过程的理论模型。由此，Motomura（1932）使用 SAD 提出了生态位替代模型。Fisher 等（1943）和 Preston（1948）分别讨论了产生对数或对数正态分布的统计参数是否正确。最近，其他数十个关于群落构建的理论也通过物种多度分布进行了检验（Hughes 1986；Tokeshi 1996；Dewdney 2000；Hubbell 2001；Pueyo 2006；Harte et al. 2008）。不幸的是，物种多度分布在反驳（Popper 1959；Platt 1964）和区分这些理论（Wilson 1993；Chave et al. 2002；McGill 2003a，2003b）上不是很有力。即使能够说明一个理论或模型能更好地拟合某个地点的群落，但在与之相似地点上相似的群落可能更适合另一个理论。

出于这个原因，现已有人呼吁放弃使用 SAD 来检验群落的构建，而是趋向于使用更有可比性的方法（上文用途 4）（McGill et al. 2007）。一般而言，生态学以至整个自然科学，无论是观测性的还是实验性的，比较性方法的结果常常会更好。要求物理学家预测一团气体将凝结成一个我们现在所知的与地球大小和位置相当的球体，这显然是不合理的（Roughgarden 2009），但是若给出太阳对地球的万有引力，让物理学家预测出地球运动的变化却是合理的。同样，要生态学家预测随生产力增加或伐木发生时稀有种和常见种相对比例的变化是可行的，而不是去预测地球上每个物种在给定样点和时间点上的精确相对多度比例。

20 世纪 70 年代此研究方向有一研究热潮。大量作者探讨了物种多度曲线的

形状随着各种梯度的变化，如演替和生产力梯度（Whittaker 1965；Bazzaz 1975；Hubbell et al. 1999）。同时提出了许多特征明显的模式。例如，高生产力群落的SAD更为均匀。也有人使用SAD模型作为生态系统指示（Gray 1979），清晰地指示了海洋群落中由污染导致的变化。那时，所有这类比较都是借助于图形的，即由肉眼辨识。绘制等级多度分布（RAD）图（即多度对数或等级次序）并对其形状进行比较。很不幸，由于没有任何一个已识别的模式得到有力的证实，这样的研究也因此很快消失了（部分原因是这些方法很快地被编入了一些著名的教科书，并被认为是非常确定的；Whittaker 1975）。无论如何，在比较SAD来揭示潜在生态过程和管理应用上，投入的研究努力已很少（尽管有例外，如Wilson et al. 1996a）。

9.2 研究现状

无论目标是什么，且无论使用的是单个SAD还是比较SAD，有4种基本类型的方法可以使用：可视化的、参数的、非参数的和多元的。接下来将分别进行阐述。

9.2.1 SAD的可视化方法

使用SAD的最简单方法就是绘图表示。这无疑是使用这种方法的最主要方式之一。有三种主要的方式来对数据进行绘图。第一种是绘制柱形图。由于观测到的稀有种多度占所有观测物种数的很大一部分，因此柱形图要求对数据进行分组。关于最佳的数据分组方法已展开了激烈的争论。最简单的方法就是使用算术刻度轴绘制数据［图9.1（a）］。Preston（1948）赞成对数刻度轴绘制法［图9.1（b）］，并引入了一种方法来使数据的图形更加光滑（对两个柱状边界上的物种数进行分拆）。有些研究强调了一种分组方法来处理偏斜度大的数据，是通过在算术轴上将右尾端组合成单个组，这种方法常被称为N+1法（Nee 2003）。可惜的是，图形的结果和解释高度依赖于所使用的分组方法（Gray et al. 2006）。特别是，稀有种数量的解释依赖于所使用的尺度是算术的还是对数的，以及哪种对数标尺。更一般地来说，分组代表了数据丢失，这是一个统计学上的禁忌。用于估计概率密度函数（PDF）的最新技术，如核估计（Martinez & Martinez 2002）更倾向于用于分组［见图9.1（a）和（b）中的曲线］。早在1957年，MacArthur就指出了这些问题，并提出了其他绘图方法，后来其受到Whittaker的支持且被称为等级多度图。在这类图中，单个物种的多度是从最高到最低划分的。y轴表示多度的对数，而x轴表示排序（1至S，1表示最高多度，S表示最高多度到最低多度的物种数）。正如

MacArthur 所指出的，在使用概率理论来描述分布时，这个图与累积分布函数（CDF）有着密切联系。RAD 变得更易于解释。Whittaker（1956）和其他学者已经解释了类似于图 9.2（a）中的 RAD，表明低多样性的群落是几何级数的（Motomura 1932），中等多样性的群落是对数等级的（Fisher et al. 1943），且高多样性群落是对数正态的（Preston 1948）。

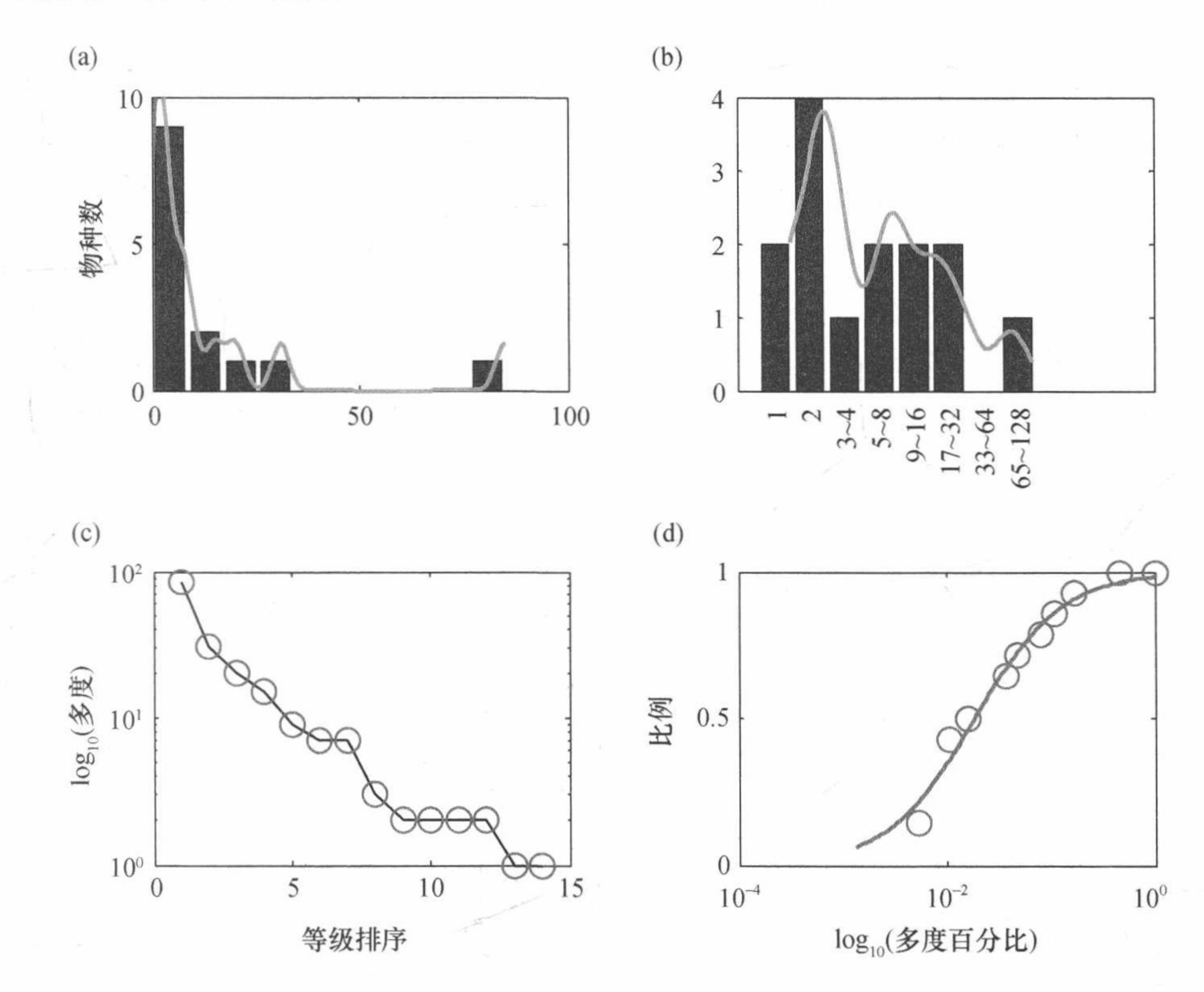


图 9.1　绘制物种多度图的 4 种不同方法：（a）算术尺度的直方图（箱图）；（b）对数标度的直方图［图（a）和（b）中曲线表示的是以平滑核函数所表示的数据］；（c）经典的物种多度分布；（d）转换后的经验累积分布函数图（见框 9.1）。以对数曲线拟合数据。这些数据与图 9.3（a）和（b）中所用的数据基于麦吉尔大学的一个野外试验站，以 Mt St Hilaire 自然保护区中树高超过 1cm 的树木为对象。数据由学生在 2006 年的生态学野外研究方法及行为课程中收集所得。

使用 RAD 图时有两个问题。第一个问题是数学上的。数学上的排序是较困难的（这涉及次序统计），而使用传统的 CDF 图则要求用于 CDF 的大量数学工具。其次，RAD 图中物种数 S 对应的右下角上，存在一个严重的混淆。因此物种多样性较高时，RAD 图会更多地沿着 x 轴延伸，看起来更均匀。这使得很难用 RAD 来对不同群落的物种分布进行有意义的比较，即使这些群落在物种丰富程度上差

异是中等的，因为物种丰富度上的差异很快就支配了所有其他格局。使用经验累积分布函数（ECDF）即可解决这两个问题，这也是我推荐使用的绘制 SAD 图的方法（框 9.1 和图 9.2）。

框 9.1 经验累积分布函数图

对不同群落之间不同物种多样性进行校正的简单且快速的方法就是使用新型的图［图 9.1（d）和图 9.2］。尤其是，累积分布函数是一个点比例的散点图，这些点对应的值（这里是多度）小于指定的数值［CDF（X）$=P\{x\leqslant X\}$］。这是标准化的分析概率分布的方法。当 CDF 由数据计算得出而非来自公式时，即被称为经验累积分布函数（ECDF）。Kolmogorov-Smirnov 的统计量计算了 ECDF 和理论 CDF（或两个 ECDF）之间的差异。

CDF 同时也是 PDF 的积分。PDF 的标绘常被用于 SAD。这就意味着 PDF 中的峰值相当于 CDF 中陡升的斜率。例如，Preston 点图（1948）仅仅是以 $\log_2$ 转化后的箱图（即直方图）用来从经验数据估计 PDF。然而，与 PDF 图相比，绘制 CDF 图有两个明显的优势：

1）ECDF 更易于估算。将多度按升序排列，并以这些数值作为 x 轴。将 y 轴换为排名（从最低的多度到最高的多度，与 RAD 相反）除以物种总数。这样即使数值于 $1/S$ 至 1 之间波动，通常点（0，0）也被包含在内，以保证图形的完整。

2）由于是所有数据的总和，因此 ECDF 通常比经验性的 PDF 更稳健（对异常值的敏感度较低）。

ECDF 与 RAD 密切相关（图 9.2）。确切地说，ECDF 是将 RAD 由 $Y=X$ 转换，再将排序号除以 S 后重新调节，在反向排序（即以最小到最大的顺序取代最大到最小）。ECDF 有两个明显优于 RAD 的特点：

1）由于除以 S 后的重新调节，降低了其对 S 的敏感度，从而有利于两个样地之间的比较。

2）与传统的数学工具结合，使引入新工具来分析 SAD 成为可能。

图 9.2 表明 ECDF 比 RAD 可比性更好，数据来源于锡斯基尤（Siskiyou）山脉中不同海拔的植被（Whittaker 1960）。如正文中提到的，这个数据及图 9.2（a）中使用的相关数据均被用于强调在不同海拔高度、生产力和多样性上，SAD 有着根本性的差异（Whittaker 1965）。然而图 9.2（b）中的 ECDF 图给

出了更为实际的描述，即由于海拔和生产力的直接影响，而不是那些影响物种丰富度（S）的因子的间接影响会导致 SAD 有多大的差异。图 9.2（b）也揭示出海拔最低的样点具有更高的均匀度（均匀度最佳的在 ECDF 中表现为阶梯函数或是 PDF 中的脉冲函数，即所有物种的多度高度集中在一个单独的值上）。然而，当物种丰富度被调整后，这种模式就没有那么强劲了。确实，就我们所知，由于这个效应如此强，图 9.2（a）没有要求对 SAD 添加置信区间，而图 9.2（b）明确了显著性评估的重要性。此外，ECDF 可以明确地区分群落。在图 9.3 中，原始数据（具有噪声）由逻辑斯谛函数对数据进行拟合。需要注意的是，用该函数拟合相当于从对数逻辑斯谛概率分布中抽样来模拟数据。

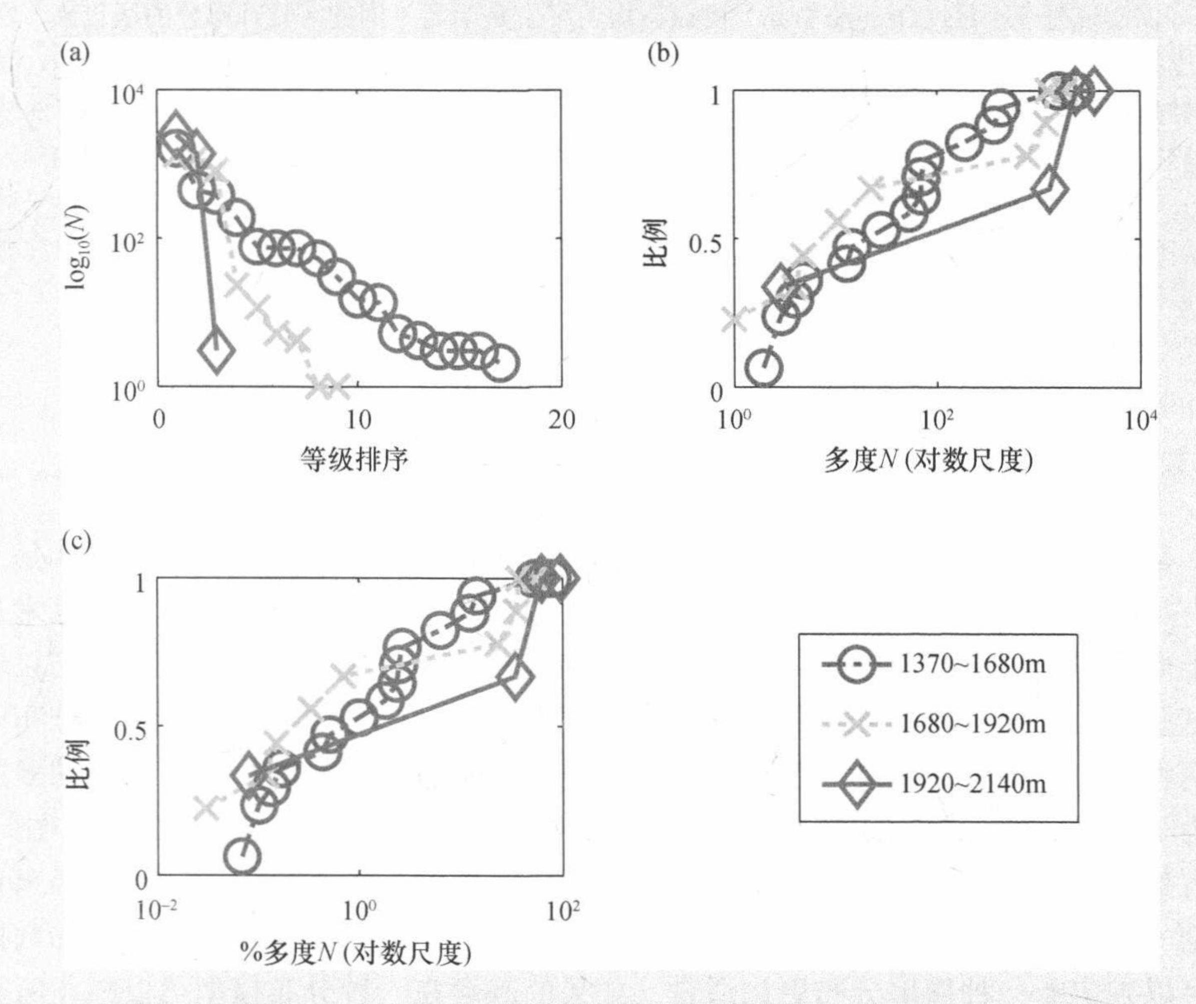


图 9.2 绘制 SAD 图的不同方法。这个图中的数据来源于 Whittaker 1960 年的报道。（a）经典的等级多度分布（RAD）图，y 轴刻度为 $\log_{10}N$，x 轴为物种排名（1～S）。（b）经验累积分布函数（ECDF），x 轴刻度为 $\log_{10}N$，y 轴为各物种所占比例。（c）ECDF 图，但多度被转化为群落中所观测到的物种个体数占所有个体数的百分比（这里的 N 分别为 2949、3342 和 3741）。

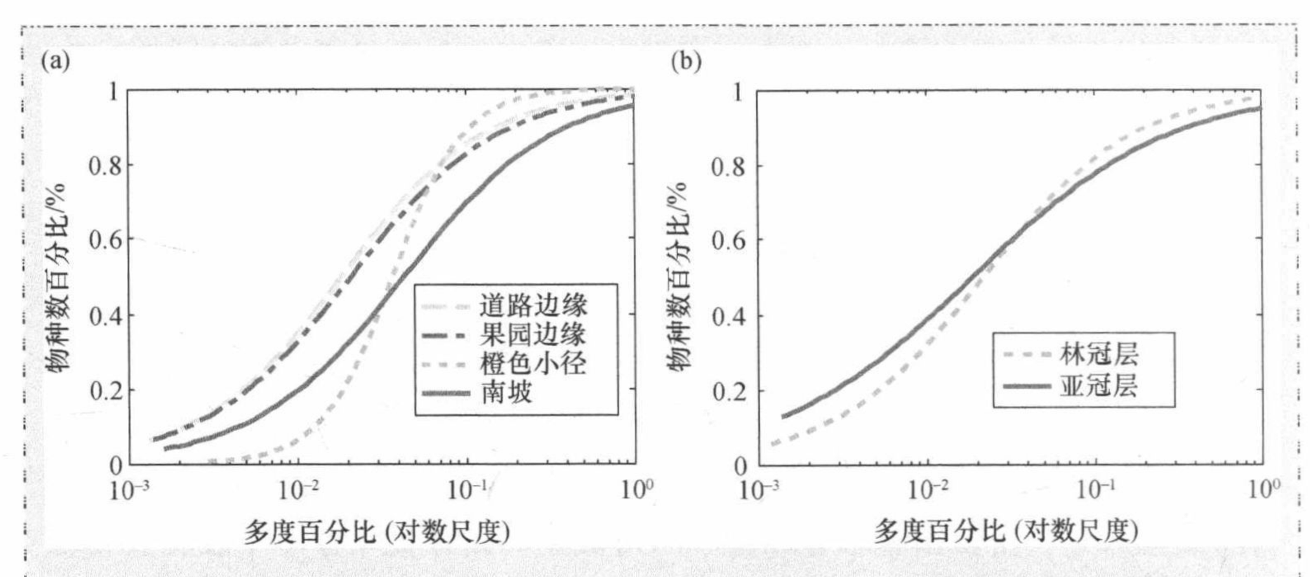


图 9.3 采用 ECDF 图对 SAD 进行比较。（a）4 个不同样地的比较。数据来源同图 9.1。我们可以发现橙色小径（Orange Trail）样点在均匀度上是明显不同的（陡升部分的线更高，均匀度很高，意味着大多数物种占整个群落总多度约 4%）。其他样点的均匀度也基本相似，其物种的相对多度为 0.1%～10%，但南坡（South Slope）整体上具有的稀有种比例较低（曲线下移了，意味着对于给定的 50%的物种在纵轴上较高的相对多度，大概是 4%而不是 1%）。（b）两组物种的比较。此处的数据是所有 4 个样点数据的总和，一个 SAD 是描述发现于林冠层的物种，另一个 SAD 则是描述亚冠层（遮阳或早期演替）的物种。很明显亚冠层具有更多的稀有种（图形的左边部分更高）。

9.2.2 SAD 的参数化方法

基于概率的 ECDF 应用直接表明，将 SAD 看成来自概率分布的一个样本是十分有用的。为了合理拟合数据，概率分布的数值仅可被定义为正值，其在算术尺度上向右偏斜，具有一个长尾分布。20 世纪 40 年代，提出了两种概率分布以满足这些要求：Fisher（1943）的对数级数展开和 Preston（1948）的对数正态分布。这两种分布均很好地适用于已有数据，主要的区别在于对极稀有种（物种的多度仅为 1 或 2）的预测（第 10 章）。Preston 和 Fisher 都强调自己的方法更好，由于又有数十种概率分布的加入，导致情况复杂化，因此二人的争论持续至今仍未有定论（详见 Marquet et al. 2003 和 McGill et al. 2007）。很可能 SAD 中包含的数据不足以判定哪一种概率分布更加适合（如果的确存在一种分布模型可以描述所有群落的话）（McGill et al. 2007）。

常用的概率分布都列在框 9.2 中。每一种分布均有几个（通常 1～3 个）可供选择的参数，以使概率分布适用于特定的数据集（见第 10 章）。这些参数可以有 1 或 2 种解释方式。首先可以假设存在一个概率分布和产生这一分布的模型是正确的。这种情况下，参数是可以解释的。例如，在中性理论中的迁移参数 m 和物

种分化参数 θ，它们可被估算出来以更好地拟合由中性理论所预测的概率分布（零和多项式，简称 ZSM），然后再根据机制的定义来解读参数。或者，当不对背后的模型的正确性和适用性进行假设时，这些参数可被简单地看成是 SAD 的几何学形状的描述参考。在这种情况下，对于 ZSM 而言，m 可被看作 SAD 曲线左侧尾的形状参数或稀有种数的描述符，而 θ 则可被看作对整体形状或右侧尾有显著影响的尺度参数（McGill et al. 2006）。基于这些解释，这种指数也可被广义地称为"参数"，因为其用于描述 SAD 图的形状，且由数学概率分布的参数导出。

框 9.2　SAD 图形的参数法测量

参数化的指数是数学上描述概率分布的参数。这些参数的解释可基于应用于数据所假设的概率分布，或仅为数据图形的形状描述符。接下来的列表中给出了各分布的名称及其参数。在对其进行简要的注释之后，给出了参数估计的最实用方法和分布的公式。一些常用且实用的分布有如下几种。

- **Pareto 分布/指数分布（c）**：Pareto 分布或指数分布是基于幂函数 p（n）$\propto 1/n^c$ 的。Pareto 作为仅存的基础转换分布（Mandelbrot 1963），可被看作高方差的对数正态分布的极限分布（Montroll & Shlesinger 1982），被视为分形的标志（Mandelbrot 1982），或当 c=1 时为自组织临界点（Pueyo 2006）。Pareto 无法很好地对大多数 SAD 进行拟合。这一分布的变体和参数估计是很棘手的（White et al. 2008）。我推荐范围为 1 至 N 的离散型 Pareto。存在一个简单的解析最大似然估计［若使用软件则可计算调和函数，$\zeta(c)$］，$p(n) = n^{-c}/\zeta(c)$。

- **PowBend（β，ω）**：Pueyo（2006）指出 Pareto 分布可应用于 SAD，但不成功，其原因是采样大小的限制，特别是由于有限的样本大小，即使非常常见的种也没有准确地表现出其应有的真实比例。他推导出一个改进的指数分布（指数-弯曲分布或 PowBend），即通过下调分布中少数高多度的物种数。名义上，参数 β 等同于 Pareto 中的 c，而 ω 则表示弯曲度。实际上 ω 确保对常见种的拟合，同时 β 可拟合 SAD 中的稀有种部分。Pueyo 建议如下 4 步流程：

1）应用于一个 $1/x$ 分布（也就是指数分布中的 c=1 或 PowBend 分布中的 ω=0 且 β=1）；

2）如果拟合不够好，则允许 c 在指数分布中变化（相当于 ω=0 时改变 β）；

3）如果还是拟合不好，则转变为 PowBend 且允许 ω 变化；

4）如果以上方法均失败了，则采用对数正态分布来拟合。

这 4 步相当于在泰勒幂级数中的第一项到第四项，可被用于检测群落的复

杂性。参数可用最大似然法进行估计：$\mathrm{p}(n) = Cn^{-\beta}\exp(-\omega n)$。

• **Zipf-Mandelbrot（*b*，*c*）**：另一个指数分布的修正形式即 Zipf-Mandelbrot 分布，它是当 *b*=0 时的指数分布的特例。它被首先应用于文本中单词的频率，在生态学中被认为是一种成功的模型，后续种类的迁入增加了其生态学需求的复杂性，从而导致它们变得非常稀有（Frontier 1985）。实际上，它不同于 Pareto 分布具有极其严格的单个开关参数，而更类似于 PowBend，Zipf-Mandelbrot 在双参数的拟合上有很大的改善，允许以一个参数（*c*）来描述对常见种的拟合，以另一个参数（*b*）来拟合稀有种。拟合 Zipf-Mandelbrot 是较为棘手的（Izsak 2006）。我推荐在多度>5 时最小化 χ^2 的拟合优度，并谨慎选择初始值来加速收敛。$\mathrm{p}(n) = (b + n)^c / H(N, b, c)$，其中$H$（$N$，$b$，$c$）是标准化的常数且为函数$\zeta$的扩展，$H(N, b, c) = \sum(i + b)^{-c}$且 i=1⋯N。

• **Log-normal（μ，$\sigma\mu^*$，σ^*，*cv*，cv^*）**：对数正态分布产生于随机变量的乘积的中心极限定理（Limpert et al. 2001）。有多种生物学解释适用于这类描述（McGill 2003a；McGill & Nekola 2010）。两个参数为经对数（通常为自然对数）转换后的多度的均值μ和标准差σ。然而，由于μ^*是多度的单位，因此$\mu^*=\exp(\mu)$更为常用。有时也用$\sigma^* = \exp(\sigma)$将σ转换为多度的单位，但是这种做法不常见。很明显，μ是尺度参数（多度x轴上的位置），但是图形的形状依赖于μ和σ的相互作用。变异系数（$cv = \sigma/\mu$或 $cv^*=\sigma^*/\mu^*$）充当了图形描述符，当 $cv \ll 1$ 时，表明几乎为正态形状（即使是算术尺度），且偏差随着 *cv* 增加而增加。参数估计相对简单（仅对数转换，取平均值和标准差）。

$$\mathrm{p}(n) = \exp[-\log(n/\mu)^2/(2\sigma^2)]/[n\sigma(2\pi)^{1/2}]$$

• **泊松对数正态分布（μ，σ，μ^*，σ^*，*cv*，cv^*）**：对数正态的主要缺点是其为使用小数形式的多度的连续分布。改进方法之一为改进抽样模型（Pielou 1975；Dewdney 1998；Green & Plotkin 2007，见第 10 章），即从对数正态分布中抽取物种的多度λ，而观测多度λ是从具有单参数（均值）的泊松分布中抽样。参数估计要求似然率的最大化，计算量很大且需要近似数计算（第 10 章，Bulmer 1974）。

$\mathrm{p}(n) = \int_0^\infty \frac{\lambda^n e^{-\lambda}}{n} \mathrm{p}_{\mathrm{LN}}(\lambda)\mathrm{d}\lambda$，这里$\mathrm{p}_{\mathrm{LN}}(\lambda)$是对数正态概率（如上）。

• **伽马分布（尺度，形状）**：伽马分布是另一个范围（0，∞）上的连续概率分布。在数学上其作为通用且灵活的分布被广泛应用。不同于对数正态分布，伽马分布有两个明确区分的参数，即尺度参数（位于x轴）和形状参数，形状

在多峰模式到 N=0 时的单峰之间变化。伽马分布和 Weibull 分布（见下文）较对数正态分布在数学上更易处理。伽马分布不常用于 SAD，但是偶尔用于最佳的拟合分布（Plotkin & Muller-Landau 2002）。有一个最大似然估计的简单公式（Evans et al. 1993）：$\mathrm{p}(n)=(n/\mathrm{scale})^{\mathrm{shape}-1}\exp(-n/\mathrm{scale})/(\Gamma(n)\mathrm{scale})$，式中，$\Gamma(n)$是伽马函数。

• **Weibull（尺度，形状）：Weibull** 分布是另一个广泛应用的连续概率分布，其范围为 0 至∞，因此很适合模拟多度。同样，也有一个简单的最大似然率公式用于参数估计（Evans et al. 1993）。

$$\mathrm{p}(n) = \mathrm{shape} \times (n/\mathrm{scale})^{\mathrm{shape}-1}\exp[-(n/\mathrm{scale})^{\mathrm{shape}}]/\mathrm{scale}$$

• **NegBin（P，k）**：正如泊松对数正态分布代表从抽象的连续分布中抽取的整数，也可以建立一个泊松伽马分布，这就是负二项分布。习惯上该分布中不包括零值（采集到多度为 0 的概率时去除）。负二项式有多个不同的参数化，且容易混淆。我建议如下由 Pielou（1975，第 35～38 页）提供的参数估计方法。在这一情况下，P 是伽马分布的尺度参数，且 k 是形状参数。一种解释是 k 测量了到泊松分布的距离倒数（k=∞时即为泊松分布，而 k=0 时则与泊松分布的差异极大）。因此 k 被用于样方多度研究中反映聚集程度的指标，但是其与 SAD 的联系尚不清楚。

$$\mathrm{p}(n) = \frac{\Gamma(k+n)}{n!\,\Gamma(k)}\left(\frac{P}{1+P}\right)^{n}\frac{1}{(1+P)^{k}-1}$$

• **对数级数分布（c）**：对数级数分布是当 k 趋于 0（附带一些数学上的细节）时负二项分布的极限分布，且移除了零多度的概率（Fisher et al. 1943）。它只有一个参数 c。严格地讲，Fisher 的 α 不是一个分布参数，而是参数 S 和 N 的一个隐式函数［具体为 $S=\alpha\ln(1+N/\alpha)$］。Fisher 的 α 通常被认为是一个类似于物种丰富度的测量，尽管其单位不同。可用以下公式来估算 c 的数值：$\bar{n}_i = \frac{c}{-(1-c)\log(1-c)}$。$p(n) = kc^n/n$，此处 $k=-1/\ln(1-c)$。

• **ZSM（m，θ）**：中性理论中出生-死亡-迁入方程求解产生了所谓的零和多项式（ZSM）分布（Hubbell 2001；Etienne 2005），尽管这里的零和多项式不是问题的关键（Etienne et al. 2007）。ZSM 有两个参数，其中 θ 是物种形成速度，m 为由外部迁入本地群落的个体的百分比。实际上，这些参数是无法测量的，且 θ 和 m 是由最大似然估计以复杂的组合方法（Etienne 2005）计算似然率得到。由于一系列相等似然率的山脊存在，优化计算也非常棘手（Etienne et al. 2006）。

参数 θ 与物种丰富度（m=0 时与 Fisher 的 α 相等，这时 ZSM 等同于对数级数分布）密切相关。p（n）具有较复杂的表达（Etienne & Olff 2004; Etienne 2005）。

• **几何分布（r）**：它是第一个用于 SAD 的概率分布，具有讽刺意味的是，它实际上并非概率分布而是一个级数。每个物种的多度比例是其排序（分级）的函数，并不是分布中的一个随机样本，它不同于几何概率分布。然而，其仍常被当作概率分布。它只有一个参数，常被称为 k 或 r。它表示由后续种构成的群落的分数。有多个方法来估计参数，且我发现 He 和 Tang（2008）的新方法最好。

$$n_i = C(k)\,Nk(1-k)^{i-1}$$

这里 $C(k)$ 是标准化常数，$C(k) = 1/[1-(1-k)^S]$，N 是总多度，且 S 是物种丰富度。

概括起来有两大类分布类型。一类包括 Pareto 分布及由其扩展的 Power-Bend、Zipf-Mandelbrot。这类分布概念不同，但在数学上与对数级数有关。另一类包括 3 种连续函数（对数正态、伽马和 Weibull），以及它们对泊松抽样的扩展（泊松对数正态、泊松-Weibull 及泊松伽马=负二项式）。零和多项式分布和几何分布是单独的。有许多其他分布（可能有几十种）这里并未提及（Marquet et al. 2003；McGill et al. 2007）。由指数分数扩展的几何分布（Tokeshi 1996）是有趣的，但目前无相应的解析方法且新方法需要重复抽样模拟。对数逻辑斯谛分布（基于对数多度的逻辑斯谛分布）鲜为人知，但其是个有效的分布，本质上是用逻辑斯谛曲线来拟合 ECDF 时我们所假定的分布（图 9.1 和本章 9.2.1 部分）。由于它是可视图的形状描述符，因此我将其看作非参数的（框 5.1），但有时也有争议，认为其是和 SAD 直接相关的概率分布（Williamson & Gaston 2005）。

9.2.3 SAD 的非参数法

许多其他的参数和指数可被用于描述 SAD 图的形状，而无须从概率分布中推导。其中一些旨在描述 SAD 中特定的性质，如多样性和均匀度。另一些仅为 SAD 图形的几何学描述符。后者的一个实例就是 RAD 的斜率（Nee et al. 1992）。框 5.1 对多个这样的指数进行了总结。

9.2.4 针对 SAD 的多元方法

最后一种处理 SAD 中各向量数值的方法就是保留其原有的多元性。这种方法很少被用于单一的 SAD（但是有例外，如 Alonso 2005）。对于多个 SAD，定义不

同群落间相异距离指数成为可能［Legendre 和 Legendre（1998）定义了超过 70 种不同的距离测量指数；而在 Clarke 和 Warwick（2001）的第 6 章中，演示了聚类分析、排序及其他技术；Manly 2004］。如图 17.4 所示。这种方法与可视化方法共同的优势在于不放弃任何数据。9.2.2 部分或 9.2.3 部分描述了一个或多个指数的应用（参数或非参数）包含数据的压缩，多元方法相对于视觉法的优势在于其严格的定量化。但是多元方法有限制因素，主要是因为其复杂性和正确应用多元分析需要一定的训练。SAD 被频繁使用的主要好处和原因就是其容易抓住本质。此外，在多维世界中，我们的直觉不好使，例如，在多维的世界中排序的定义完全不适用，而前三种方法中允许明确的描述，如数据集 X 中有更多的稀有种或数据集 Y 更加均匀。

9.3　识别有效和简洁的 SAD 测量指数

如果使用可视化的或多元的方法，描述大量的 SAD 指数应该不是问题。否则，数十个衍生的用于描述 SAD 的度量就会变得棘手。确实，针对仅有少数物种（5～15 种）的 SAD，相对于原始数据有更多的测量可用于计算，这样多个测量指数之间必有冗余。现已有找出更好的一些测量指数的尝试（Hurlbert 1971；Kempton & Taylor 1974；Smith & Wilson 1996；Wilsey et al. 2005）。然而，依然缺乏关于 SAD 的参数化和非参数化测量的系统评价。我致力于找出有效和简洁地描述 SAD 的基本特性的测量指数。对于一个好的测量指数，我推荐以下 4 个特性。

1）效率：不存在一个适用于小样本的完美测量指数（当个体数为 1 时 SAD 的形状是无意义的，个体数为 10 时也差不多）。然而，好的测量指数表现为当样本大小增加时，测量值将迅速接近于真实值且标准误迅速降低。

2）无偏：当样本较小时，对好的度量而言，其测量值与真实值相比不会一直过低或一直过高。换言之，当比较多个不同的样本时，好的测量其测量值的平均值应等于真实值。

3）解释力：一个好的度量应是直观的，它应能描述 SAD 的几何学使其形象化，或描述 SAD 的生物学要素和理论要素。定性的均匀度具有清晰几何学解释（接近于 RAD 的水平线或阶梯函数 ECDF）和良好生物学相关性的例子。

4）正交性：前三个性质是关于单个测量指数的，正交性则是关于一组测量指数。一整套的测量其各个测量测度之间应有较小的交集或冗余。简单来说就是不同测量指数的共线性或相关性应较低。因此物种丰富度 S 和香农多样性 H，以及 H 和香农均匀度 J 之间有许多冗余，但是 S 和 J 之间存在较好的正交性（尽管这表明 J 依赖于 S 且均匀度的测量指数不同于 J，J 依然与 S 显示出较大的正交性，

如 Smith & Wilson 1996）。我认为 SAD 的测量还是处于 Riiters 及其同事（1995）进行分析之前的状态。有超过 50 种景观测量指数被提出，但是因子分析表明，可以由 6 个因子对它们进行解释。

依赖于样本大小和正交性的因子，对于单个测量指数或一对测量指数均可由解析方法来计算（Hurlbert 1971；May 1975；Smith & Wilson 1996），但是这些解析解并不适用于我们提出的大多数测量指数，因此需要一个经验性的方法。为评估哪一类参数的测量指数（框 9.2）或非参数的测量指数（框 5.1）能满足这些要求，我进行两个简单的分析。

9.3.1 效率和偏差

首先分析偏差和效率。我使用了 5 个经验数据，它们包含了超过 10 000 个个体（*N*）：科罗拉多岛热带的树木数据（Condit et al. 1996）、Winemiller（1990）的委内瑞拉鱼类数据、Fisher 等（1943）的飞蛾光阱数据、Hicks（1980）的桡足类数据和 Pearson（1975）位于 Linhe 海湾的大型底栖生物数据。从这些原始群落获得 10 个重复的生物子群落，随机从原群落中抽样获得子群落，每个子群落的个体数为 *N*=30、100、1000 或 10 000。采用 52 种测量（32 种非参数的，20 种参数的）对每个重复子群落及原始群落进行计算。我们假设后者为每个数据集的真实测量值。对 10 个重复子群落的估算测量值求平均，并计算其与整个群落真实值之间的比值（如果比值<1 则表明小于真实值）。结果见图 9.4 和图 9.5，总结在表 9.1 和表 9.2 中。

总之，小样本的估计值误差非常大。大多数的测量只有在样本中最少有 1000 个个体时才开始接近于真实值（甚至在±50%），且许多情况下要求样本中个体数至少为 10 000 个。这是个问题，因为大多数的 SAD 研究中最多只有几百个个体。大多数测量都是有偏差的。在参数测量中，与指数分布（Pareto/指数、Zipf-Mandelbrot，尤其是对数级数）相关的指数常表现最好。在非参数测量指数中，经典的多样性指数（Shannon 多样性和一对密切相关的 Simpson 多样性与 Hurlbert 的种间相遇概率多样性）在个体数仅为几十个时就已很好地收敛于真实值且是无偏的。等价于均匀度的测量指数表现并不好，尽管 Shannon 均匀度指数依然是最好的均匀度测量指数之一。非绝对的优势度测量（相对优势度和 McNaughton 优势度），稀有百分比和 ECDF 的逻辑特转换下的截距（i_{logit}）都表现得很好（尽管对于 1%水平稀有种，要求样本至少为几百个个体）。所有这类分析的报告都清晰地表明，大约需要 1000 个个体的大样本才能真实地评估物种多度分布。对于小样本，最好将分析限定于 Simpson 多样性和 Shannon 多样性、优势度和稀有种百分比、对数级数 *c* 及 Zipf-Mandelbrot *c* 的测量。

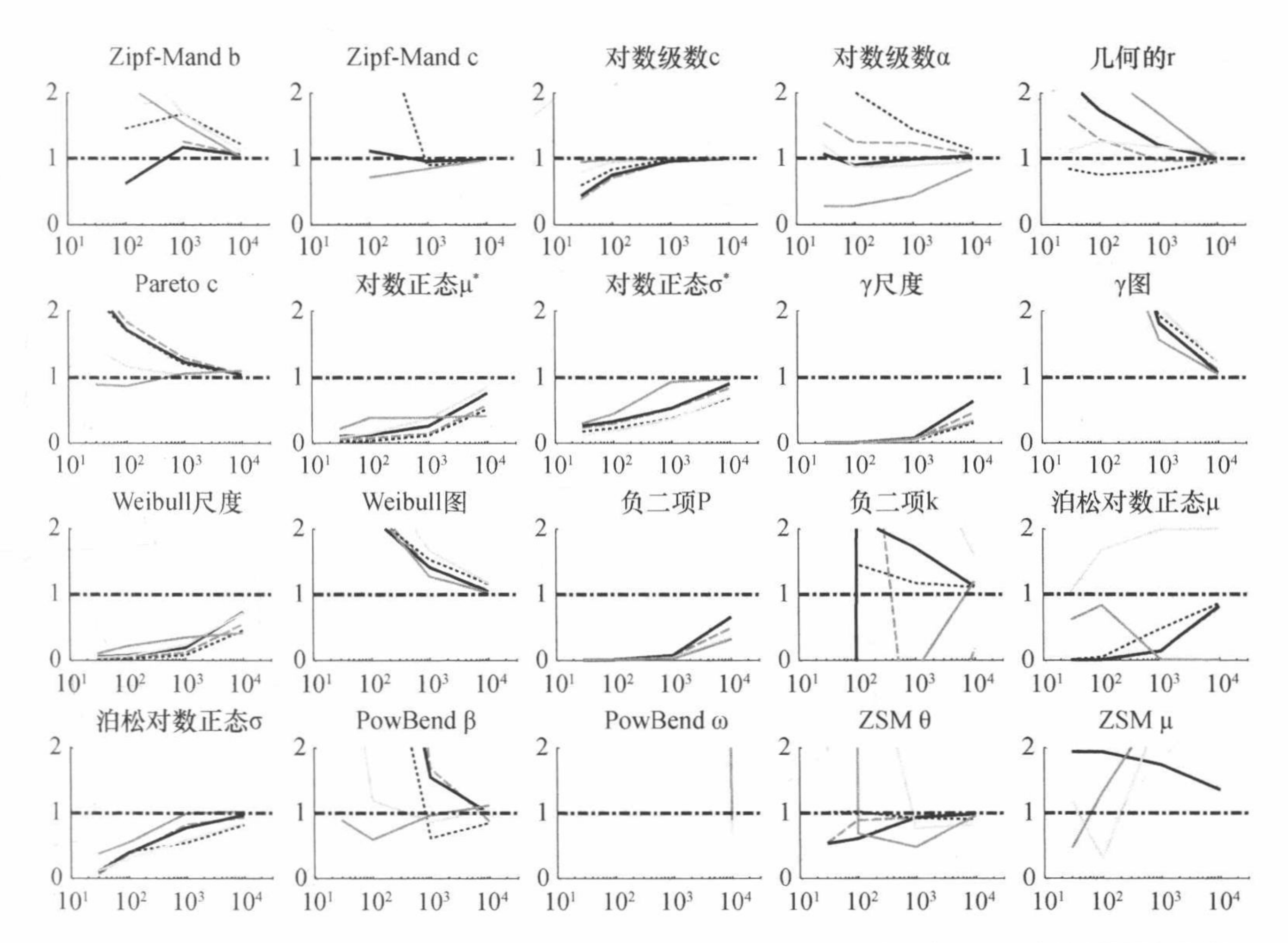


图 9.4　参数测量指数的效率和偏差。每一行表示从单一数据集中抽取的 10 个复制群落的均值。每一行均给出了与真实值的比率，1（虚线）表示完美契合。大于 1 的值表示过高估计。x 轴表示样本大小 N。

9.3.2　测量指数的独立性

第二个例子的分析致力于降维和识别正交的测量指数。分析了包含 91 个群落的数据集，其中 21 个来自 Morlaix（扰乱之前和之后不同时间节点：Dauvin 1984），前面提到的 Hicks 的桡足类数据，分为 10 组且每组 5hm^2 的 BCI 数据，来自演替实验的 13 个大型底栖群落数据（Arntz & Rumohr 1982），30 个来自 Linhe 海湾和 Eil 海湾的大型底栖生物群落数据（Pearson 1975），20 个随机采集的、每个测量至少 400 个个体的北美洲种鸟群落（Robbins et al. 1986；Patuxent Wildlife Research Center 2001），以及之前提及的 Winemiller 的鱼类数据和 Fisher 的飞蛾类数据。有三个数据集（22 个群落）未被彻底采样，而是依赖于到达观察装置和观测者的个体数。前 5 个数据集（69 个群落）均已彻底采样（给定范围内的所有个体均已鉴定和计数）。此外还产生了 55 个随机产生的群落（从概率分布中抽样），包括对 11 个不同参数组合的分布均有 5 个重复抽样（有 4 个参数组合是关于 ZSM 的，3 个参数组合是对数级数的，4 个参数组合是泊松对数正态分布的）。这些群落都是

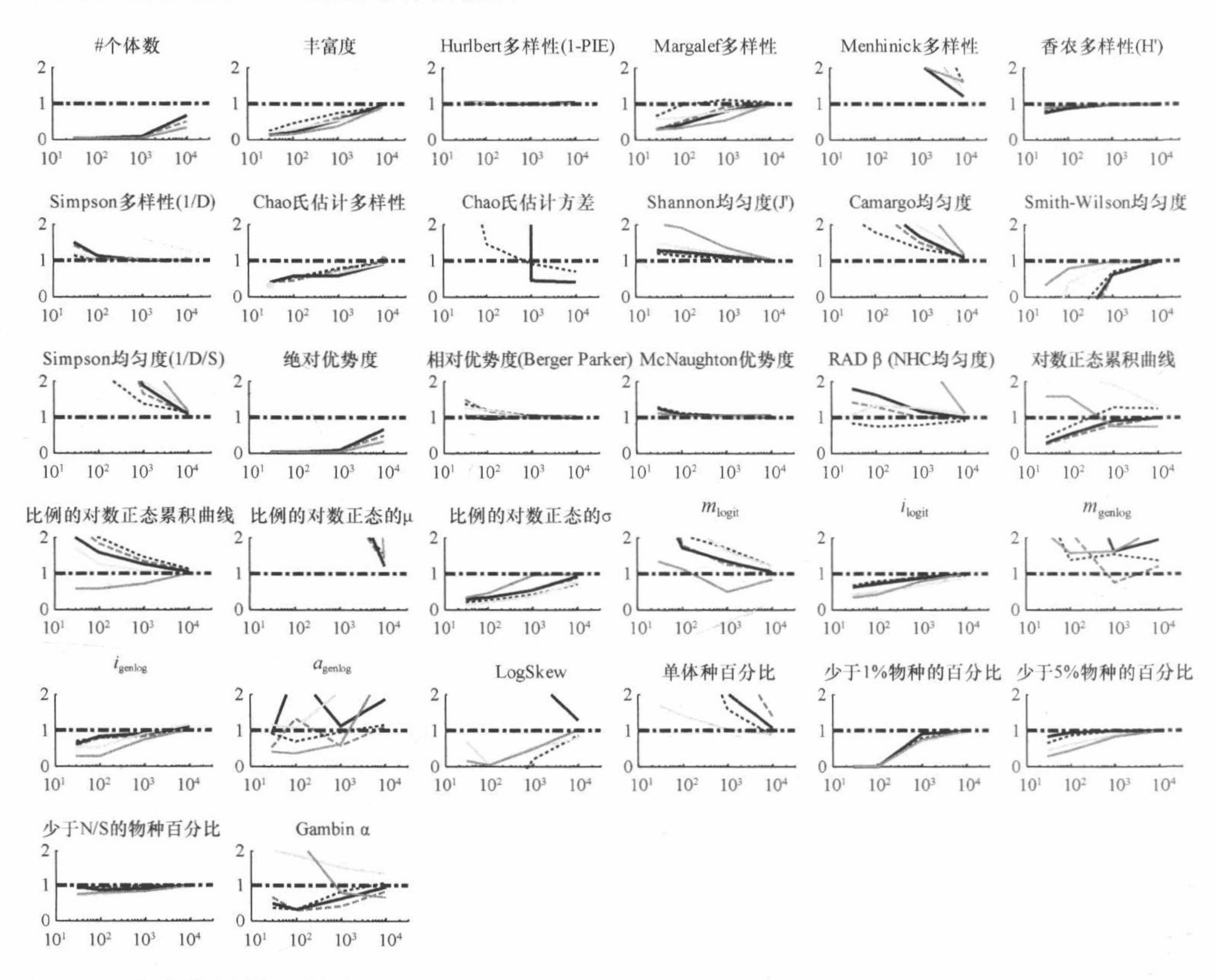


图 9.5 非参数测量的效率和偏差。解释同图 9.4。

表 9.1 非参数测量的性能评价表

测量指数		传统符号	建议符号	二进制（+/0/−）	性能	约束于 S 和 N	分组	复杂性
多度（N）	个体数	N	N/A	−−	10 000	N/A	N	**L**
	丰富度	S	S	−−	10 000	N/A	S	**L**
丰富度（S）	Margalef 多样性		S_{Margalef}	−	1 000	VH	S	**L**
	Menhinick 多样性		$S_{\mathrm{Menhinick}}$	++	10 000	VH	S	**L**
	Chao 氏多样性估计值		S_{Chao}	−	1 000		S	**L**
	Chao 氏多样性方差		S_{ChaoVar}	**0**	10 000			**L**
多样性（D）	Shannon 多样性	H'	D_{Shannon}	**0**	**30**	VH	D	**L**
	Simpson 多样性	$1/D$	D_{Simpson}	**0**	**30**	H	D	**L**
	Hurlbert 多样性	$1-D$，PIE	D_{Hurlbert}	**0**	**30**	H	D	**L**
均匀度（E）	Shannon 均匀度	J'	E_{Shannon}	+	1 000	H	E	**L**
	Simpson 均匀度	$1/D/S$	E_{Simpson}	++	10 000	**L**	E	**L**
	Camargo 均匀度	E_{Camargo}	E_{Camargo}	++	10 000	**L**	E	M
	Smith-Wilson 均匀度	E_{Var}	$E_{\mathrm{Smithwilson}}$	−	10 000	**L**	N	M

续表

测量指数		传统符号	建议符号	二进制（+/0/−）	性能	约束于 S 和 N	分组	复杂性
均匀度（E）	RAD β 或 NHC	E_{NHC}	E_{NHC}	+	10 000	M	S	M
优势度或普遍性（C）	绝对优势度		C_{Abs}	− −	10 000	H	N	**L**
	相对优势度		C_{Rel}	**0**	**100**	H	C	**L**
	McNaughton 优势度		C_{McInt}	**0**	**100**	H	C	**L**
	LogSkew		$R_{LogSkew}$	**0**	10 000	**VL**	R	**L**
	单体种百分比		$R_{\%Single}$	+	10 000	M	R	**L**
稀有度（R）	少于 1%的百分比		$R_{1\%}$	−	1 000	VH	R	**L**
	少于 5%的百分比		$R_{5\%}$	**0**	1 000	H	S	**L**
	少于 N/S 的百分比		$R_{N/S}$	**0**	**100**	M	R	**L**

注：0 表示偏差最低（+表示过高估计）并使用粗体。特征表示大概需要多大的样本才能使估计值接近于真实值、整个群落的值；下限值是最好的并使用粗体表示。同时独立于 S 和 N 的测量其排序为非常低（VL）、低（L）、中度（M）、高（H）和非常高（VH），且 VL 和 L 为粗体。组指示的 7 种基本范畴见度量的测量。复杂性表示测量计算的困难程度（L=低、M=中度、H=高）。这些也考虑到了公式的复杂性、计算机技术要求和计算所需要的时间。PIE、RAD、NHC 的定义见框 5.1。

表 9.2　半参数和参数测量的性能评价表

测量指数		传统符号	建议符号	二进制（+/0/−）	性能	约束于 S 和 N	分组	复杂性
半参数的	Fisher's α		α	**0**	10 000	VH	S	M
	对数正态累积曲线		LNCV	**0**	1 000	**L**	E	**L**
	比例的对数正态 μ		$\%LN\mu^*$	++	10 000	H	E50	**L**
	比例的对数正态 σ		$\%LN\sigma^*$	−	1 000	H	N	**L**
	比例的对数正态累积曲线		%LNCV	**0**	1 000	H	N	**L**
	Gambin α		^{a}Gambin	**0**	1 000	M	E	H
	弯曲处的逻辑特斜率		m_{logit}	+	10 000	**VL**	E	L/H
	弯曲处的逻辑特截距		i_{logit}	**0**	1 000	VH	E50	L/H
	弯曲处的广义逻辑特斜率		m_{genlog}	+	10 000	**VL**		L/H
	弯曲处的广义逻辑特截距		i_{genlog}	**0**	1 000	H	E50	L/H
	弯曲处的广义逻辑特不匀称		a_{genlog}	**0**	10 000	**L**		L/H
	Pareto power c	c	c	++	1 000	M	R	M
	PowerBend β	β	B	++	10 000	M	R	H
	PowerBend ω	ω	ω	++	10 000	VL	D	H
	Zipf-Mandelbrot b	b	b	++	10 000	H	D	H
	Zipf-Mandelbrot c	c	c_{ZM}	**0**	1 000	H	C	H
	对数级数 c	x，c	c_{ls}	−	**100**	M	N	M
	对数正态 μ^*	μ^*，scale	M^*	− −	100 000	M	N	**L**
	对数正态 σ	σ，shape	σ	− −	10 000	H	N	**L**

续表

	测量指数	传统符号	建议符号	二进制（+/0/−）	性能	约束于 S 和 N	分组	复杂性
参数的	泊松对数正态 μ	scale	μ_{PLN}	−−	10 000	**L**	E	H
	泊松对数正态 σ	shape	σ_{PLN}	−	100 000	**L**	N	H
	γ 尺度	b	$Scale_{gam}$	−−	100 000	VH	N	**L**
	γ 模型	c	$Shape_{gam}$	++	10 000	**L**	E	**L**
	Weibull 尺度	b	$Scale_{weib}$	−−	100 000	H	N	**L**
	Weibull 模型	c	$Shape_{weib}$	++	10 000	M	E	**L**
	负二项式的 P	P，scale	p	**0**	100 000	H	N	M
	负二项式的 k	k，shape	k	**0**	100 000	M	E	M
	ZSM m	m	m	++	100 000	**VL**	R	H
	ZSM θ	θ	Θ	−	10 000	VH	S	H
	几何的 r	r，k	r	++	10 000	H	N	**L**

注：说明同表 9.1。L/H 的复杂度意味着表面上容易进行评估（L）但计算其真实的测量具有很高（H）的复杂度。

单独分析的（彻底采样的、未彻底采样的和随机的）并合成在一起，再进行主成分分析（PCA），k 值和 UPGMA（非分组加权平均法）聚类，52 种测量指数被看作测量值，总计 146 个群落则作为观察值。结果由图 9.6 展示，由表 9.1 和表 9.2 概括。计算所有测量方法与 S 和 N 的单变量相关性（表 9.3）。总的来说，非彻底采样群落的结果不如彻底采样群落的结果稳定。因此，应用尽可能彻底的采样方法是十分必要的。

表 9.3　91 个群落中不同的测量与 S 和 N 的相关性

测量指数	N	S	Dif
$m_{genlogit}$	−0.08	−0.16	0.24
零和多项式 m	−0.14	0.25	0.39
m_{logit}	−0.38	0.03	0.41
PowBend ω	−0.26	0.16	0.42
log-Skew	0.276	0.16	0.44
Smith-Wilson 均匀度	0.43	−0.08	0.51
泊松对数正态 μ	−0.07	−0.46	0.53
γ 模型	−0.50	0.05	0.55
Carmago 均匀度	−0.54	−0.02	0.56
泊松对数正态 α	0.53	−0.03	0.56
a_{genlog}	0.20	−0.38	0.58
Simpson 均匀度（1/D/S）	−0.43	−0.15	0.58
对数正态累积曲线	−0.39	−0.21	0.59
单体种百分比	0.05	0.56	0.60

续表

测量指数	N	S	Dif
Weibull 模型	−0.54	0.08	0.62
少于 N/S 的百分比	0.51	0.13	0.64
负二项 k	−0.25	−0.39	0.64
PowBend β	0.306	0.34	0.65
RAD B（NHC 均匀度）	−0.05	0.62	0.67
对数正态 μ^*	0.326	−0.39	0.72
Gambin α	−0.23	−0.50	0.73
Pareto c	−0.06	0.67	0.73
对数级数 c	0.40	−0.35	0.74
Weibull 尺度	0.42	−0.38	0.80
比例的对数正态累积曲线	0.13	−0.71	0.84
对数正态的 σ	0.58	−0.27	0.85
比例的对数正态 σ^*	0.58	−0.27	0.85
比例的对数正态 μ^*	−0.39	−0.47	0.86
Shannon 均匀度（J）	−0.63	0.23	0.86
几何分布的 r	0.13	−0.73	0.86
少于 5%的百分比	0.19	0.69	0.87
负二项的 P	0.88	0.00	0.89
Zipf-Mandelbrot c	0.59	−0.31	0.90
$i_{genlogit}$	−0.62	−0.30	0.93
绝对优势度	0.92	−0.03	0.95
相对优势度（Berger Parker）	0.53	−0.43	0.96
Hurlbert 多样性（1−PIE）	−0.58	0.39	0.97
Zipf-Mandelbrot b	−0.32	0.65	0.97
Simpson 多样性（1/D）	−0.27	0.70	0.97
McNaughton 优势度	0.50	−0.48	0.99
γ 尺度	0.82	−0.20	1.02
少于 1%的百分比	0.40	0.63	1.02
ZSMθ	−0.16	0.89	1.05
N（#of individuals）	1.00	0.05	1.05
S（Richness）	0.05	1.00	1.05
i_{logit}	−0.64	−0.43	1.07
Margalef 多样性	−0.10	0.98	1.08
对数序列 α	−0.15	0.95	1.10
Shannon 多样性（H）	−0.46	0.65	1.12
Menhenick 多样性	0.40	0.75	1.15

注：Dif= $|N|+|S|$ 可用于测量 S 和 N 的独立性。

不少指数（表 9.3）都与 S 或 N 密切相关，或与两个参数都密切相关（对应于前面章节中的样本大小的影响结果）。然而有既不依赖于 S 也不依赖于 N 的指数，这表明 SAD 中确实还包含额外的信息。不依赖于 S 和 N 的测量包括逻辑斯谛截距的斜率（标准的逻辑斯谛下的 m_{logit} 和广义的逻辑斯谛下的 m_{genlog}）、ZSM 中的迁移参数 m 和对数偏度。逻辑斯谛斜率可被看作对均匀度的测量，而 m 和偏度则更像是对稀有种比例的描述。

聚类分析（见图 9.6）可产生几个有用的结果。首先可看出三大类测量指数之间的差别。这三大类指数对所有数据子集都很稳定，包括不同的距离测量和聚类方法（分层或 k 均值）。第一类测量指数与物种丰富度有着密切的关系，包括物种丰富度本身及其中的不同估计量，以及多样性测量和 Zipf-Mandelbrot 的 b 的测量。第二类包含了均匀度测量指数，包括传统的均匀度指数，以及对数正态、韦布尔、伽马和负二项分布的形状参数，还有 ECDF 逻辑转换的斜率和 Gambin 的 α。第三类包含了与群落总体大小 N 明显相关的测量，包括 N 本身，对数正态、韦布尔、伽马和负二项分布的尺度参数，对数正态分布的标准差、优势度指数、Zipf-Mandelbrot 的 c，以及 Smith-Wilson 均匀度。这三类的聚类是很稳健的。三大类指数之间关系（哪两组的关系最密切）并不稳健，它们随数据和指数而变化。同样，三大类之中又分多个亚类（图 9.6）。采用不同的数据和聚类方法时，这些指数的亚类在聚类上大致是稳健的，尽管有个别测量指数在图上的亚类位置会有变化，亚类与亚类之间的关系通常也是变化的，然而，由于这些亚类在整体直观上的敏感性，我更倾向于将这些亚组看作今后有待研究的。具体来说，三种优势度（常见种的多度值，在此将其归类标记为 C）的测量指数总是与一个更大的类群 N 归在一起。这些指数是相对优势度（Berger-Parker）、McIntyre 多度和 Zipf-Mandelbrot 的 c。均匀度中唯一一致的亚类是三种测量指数（i_{logit}、i_{genlog} 和成比例的对数正态 μ），它们直接测量 50%分样点的物种多度，此处标记为 E50。丰富度组中有三个亚组，其一直接测量丰富度并记为 S（如 Chao 氏估计量、ZSM 的 θ、Margalef 多样性和 Fisher 的 α），是一类与多样性（D）密切相关的指数（它们有时在一些分析中混合使用），包括 Shannon 多样性、Simpson 多样性、Hurlbert 多样性和 Zipf-Mandelbrot 的 b。第三亚类直接与稀有种数（R）相关，包括对数偏度、ZSM 中的 m、Pareto 中的 c、PowerBend 中的 β、单个体种的百分比、1%稀有百分比和 N/S 的稀有百分比。因此概括来说，三大类都有强有力的说明：N 或 NC 类群、E 类群（包括 E50）和 S 或 RSD 类群（图 9.6）。这些亚类群（N-C 和 R-S-D）是常见的也是直观的，也可能是有用的。

对相同的数据进行了主成分分析和聚类分析。结果不易解释，且因分析方法的不同结果差异较大。然而第一轴解释了 40%的方差，并捕捉了中等多度种类及大量的稀有种和常见种。第二轴解释了 25%的方差，且可解释为数据呈几何级数

（该轴远端有很陡的 RAD β、低丰度和大量的稀有种）。第三轴解释了 10%的方差，表示了大量稀有种与常见种。

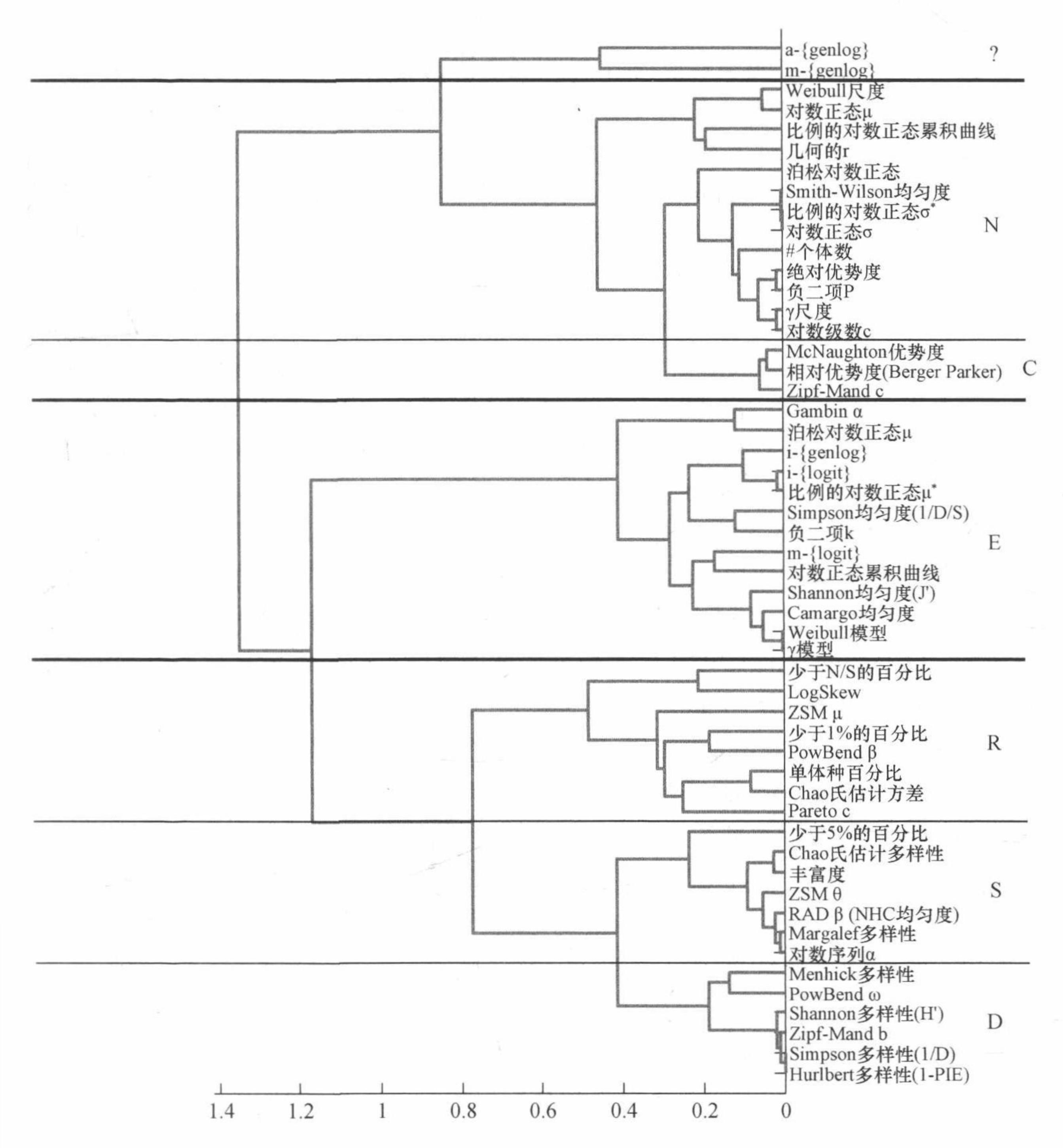


图 9.6　52 种（参数的和非参数的）用于描述物种多度分布的分层树。在这里，UPGMA 聚类是基于斯皮尔曼等级相关距离的。出现三个主要类群：N/C、E、R/S/D，此结果在不同数据集和方法中均可重复。亚类群（N vs C 和 R vs S vs D）的一致性较差，但也是有用的分类。

9.3.3　有效和简洁的 SAD 指数的综合评价

表 9.1 和表 9.2 总结了上述结论，并增加了一列，指示测量指数的计算复杂性。

权衡考虑这些因素（无偏、高效、独立、一致，以及易于计算），便可发现值得推荐的结果。最佳的测量指数取决于你的目标。有以下三种情况。

比较取自关联群落的相同大小的样本：如果样本大小相同且群落可直接比较（如 10m×10m 样方内的草本植物），那么直接比较它们的 *S* 和 *N* 是有意义的（第 4 章）。由于这些可用的简单测量，从前面获得的 3 个聚类群可以看出，最需要列出的是均匀度测量，包括 Shannon 均匀度或 m_{logit}（后者特别适用于样本大小低于 100）将表现得最好。由于 Smith-Wilson 均匀度被聚类到 *N* 组中，目前还不清楚 Smith-Wilson 均匀度是否真正地体现了均匀度，Camargo 和 Simpson 均匀度的收敛性较差。我们可以想象一下，利用 *S*、*N* 和 *E* 在三维空间中绘制散点图来做一个简单的排序。如果期望存在额外信息，优势度（*C*）（如相对优势度或 McNaughton 优势度）或稀有度指数（*R*），如对数偏度（独立于 *S*）或稀有百分比 *N/S*（适合小样本）变得有意义。ZSM 中的 *m* 也很适用，但要求大样本和复杂的计算机技巧。

比较取自非关联群落的大小不等的样本：当比较分别来自热带和温带地区的样本，或数据具有不同大小样本时，直接比较 *S* 和 *N* 是无意义的。Gotelli 和 Colwell（第 4 章）提供了一个方法，使得 *S* 更具有可比性。然而使用来自 *S* 组或 *N* 组的其他测量指数也是可能的。Margalef 多样性或 Fisher 的 α（后者更适用于接近数百个个体的样本）是很好的，它们是 *S* 组中迅速收敛的代表。代表着 *N* 组，对数级数的 *c* 或 Smith-Wilson 均匀度有较好的抽样表现，但后者容易与均匀度指数混淆，应尽可能避免使用。其他的建议与上一节相同（用 Shannon 均匀度或 m_{logit} 来表示均匀度 *E*，如果有需要，可使用优势度 *C* 和稀有度 *R*）。

非常小的样本（<100 个体）：当采集到的样本比较小时，在代表大群落时，多数测量方法的整体误差将主导独立的目标。这种情况下对数级数 *c*、Hurlbert/Simpson 及 Shannon 多样性，相对或 McNaughton 优势度，5%稀有百分比和 *N/S* 稀有百分比，以及有可能的 Shannon 均匀度（较其他的收敛速度低，但为 *E* 类中最好的）也变得更有意义。

9.4 展望

毋庸置疑的是，复杂的多元分析可能是最严格的多度数据分析方法。然而长期流行的则为较简单的（可视化的和基于指数的）SAD 的方法，导致在方法转变上的困难，因此追求对这些较简单方法的全面认知的工作也同样重要。这些工作也应在选择更好的测量指标和控制测量指标数量间建立平衡。生态学更倾向于在增加新方法的同时，又不抛弃以往的方法。然而科学并不遵循这一方式发展（Platt 1964）。我已尝试建议了一些新方法（如 m_{logit} 和以 5%稀有百分比直接测量稀有种），同时也进行了一些改进。但结果仍是相当杂乱的。两方面均需要更多

的研究工作。

另外，研究结果还认为值得对一些模式进行相应的研究，且最终有可能引导我们获得更机制性的分析。Smith-Mandelbrot 均匀度（被称为 E_{var}）看起来与其他均匀度惊人地一致，说明需要对其进行更多的分析。Zipf-Mandelbrot 分布收敛快，且它的两个参数相互独立，这一事实说明这个概率模型应得到更多的应用和了解。在表面上，丰富度（*S*）和稀有度（*R*），以及多度/样本大小（*N*）和优势度（*C*）之间的关系是对立的。这些有可能仅仅是将个体归类到物种的有限方法，是人为的结果，但并不是明显可见的。最后，尽管主成分分析的结果很弱，但给出中等多度的物种数量的重要性是个有建设性的结论。Gray（1979）指出有中等多度的物种对环境变化的响应最强烈。Kempton（1979）认为注重具有中等多度物种的测量能够很好地区分不同的地点。目前为止，只有少数的测量指数涉及这一领域。

9.5　要点

1）由于具有易于测量和分析方法简单（直观和多样的测量）的特点，物种多度分布现已得到广泛使用。

2）我认为使用调整尺度后的 ECDF（经验累积分布函数）来绘制 SAD 图是最佳选择。

3）大多数 SAD 测量是低效的，且通常是有偏差的，需要大的样本。通常，野外工作者应以采集至少 1000 个个体为目标，如果这个要求不满足，那么只有少数的测量适合使用。

4）目前提出的测量指数包括三方面特征：丰富度/多样性、均匀度、多度，分别对应着一大类指数。这三个显著的类群内部都有一些一致的亚类，共有 7 种不同的测量组：丰富度（*S*）、多样性（*D*）、稀有度（*R*）、均匀度（*E*）、集中于多度中位数（E50）的亚类、多度（*N*），以及专注于常见种的相对优势度（*C*）的亚类。

5）对具有不同数据类型的三类特定情况进行了阐述。所有这些情况均可用 ECDF 进行可视化分析。当使用测量指数时，对于三种情况，我推荐使用不同的测量指数。

致谢

感谢美国国家生态分析和集成中心（NCEAS）的 SAD 研究团队与我讨论并提出建议，让我关于 SAD 的思考更为清晰，感谢 NCEAS 为这一研究团队提供了资金支持。我以此章献给 John Gray，他是这个研究团队的领导者之一，但是

他在我们第二次和第三次会议之间去世了。John 很容易跨越生态学研究中经验和理论的分歧，而且他的想法很富有远见。他在 1979 年用 SAD 检测到污染物对群落的影响，他在 1987 年对 SAD 的评论超越了他的那个年代。John 的个性和他的思想一样独特，他是科学领域中纯粹地追求创新的学者，且总是对无论从何而来的新观点都感兴趣，即使是来自于低年级研究生的观点（正如我首次与 John 接触时一样），或者是与他相左的观点。我们非常怀念他的热忱和友善。

第 10 章

物种多度分布模型的拟合和评估

Sean R. Connolly, Maria Dornelas

10.1 引言

近一个世纪以来，物种常见性和稀有性格局的识别及解释已成为群落生态学的基础问题。在不考虑物种属性的情况下，物种多度分布对于生态学家而言非常有用。原因有两个：首先我们可以比较所有群落的物种多度分布；其次，多度分布比单个统计量如物种丰富度或者其他多样性指数包含更多的信息（McGill et al. 2007）。因此，生态学家常通过分析多度分布发现能够适用于不同群落的系统规律，以及对解释这些规律的生态学理论进行验证。

近一个世纪以来，人们已对大尺度上的物种多度格局的相似性及相异性进行了研究。由多个物种组成的群落不可避免地具有物种多度分布，呈凹型曲线：多数物种只有一个或几个个体；随着计数多度增加，随个体数增加而增加的物种数会急剧下降；在高多度区出现一个平缓的长尾分布［图 10.1（a）］。然而，当对多度进行对数转换时，可看到明显的差别。例如，在一些群落中，存在一个或多个峰值（模式），但在其他群落中却没有明显的峰值［图 10.1（b）］。这种差别在多大程度上代表了在每一个多度等级中物种数的随机差异，采样引起的多度分布系统失真，或群落多度分布上的差异，仍备受争议（Hubbell 2001；Lande et al. 2003）。

自 1932 年，Motomura（Whittaker 1965）提出应用几何级数来表征湖泊底栖生境中物种的相对格局以来，研究人员开发了许多模型用于预测群落物种多度分布。其中一些模型旨在将分布与广泛的生态量联系起来，如未观测到的物种数（Connolly et al. 2005）、不同采样范围的物种数频率分布（McGill & Collins 2003）、物种-面积和物种-时间关系（McGill et al. 2005；Dornelag et al. 2006）、个体大小分布、相对分布的时间格局（Sugihara et al. 2003）和生态位相似性。许多模型只

能部分预测这些格局，因此物种多度分布模型已成为比较不同群落差异最常用的指标。最近应用该数据来比较模型的尝试也受到争议，一些拟合物种多度分布的模型未能识别数据与模型间的显著差异，或者未能清晰区别不同备择模型的差异。然而，近期在模型表达、模型拟合、拟合优度检验及模型比选方面的发展，极大地提高了我们识别和解释模型拟合不足、比较不同备择模型拟合度的能力。

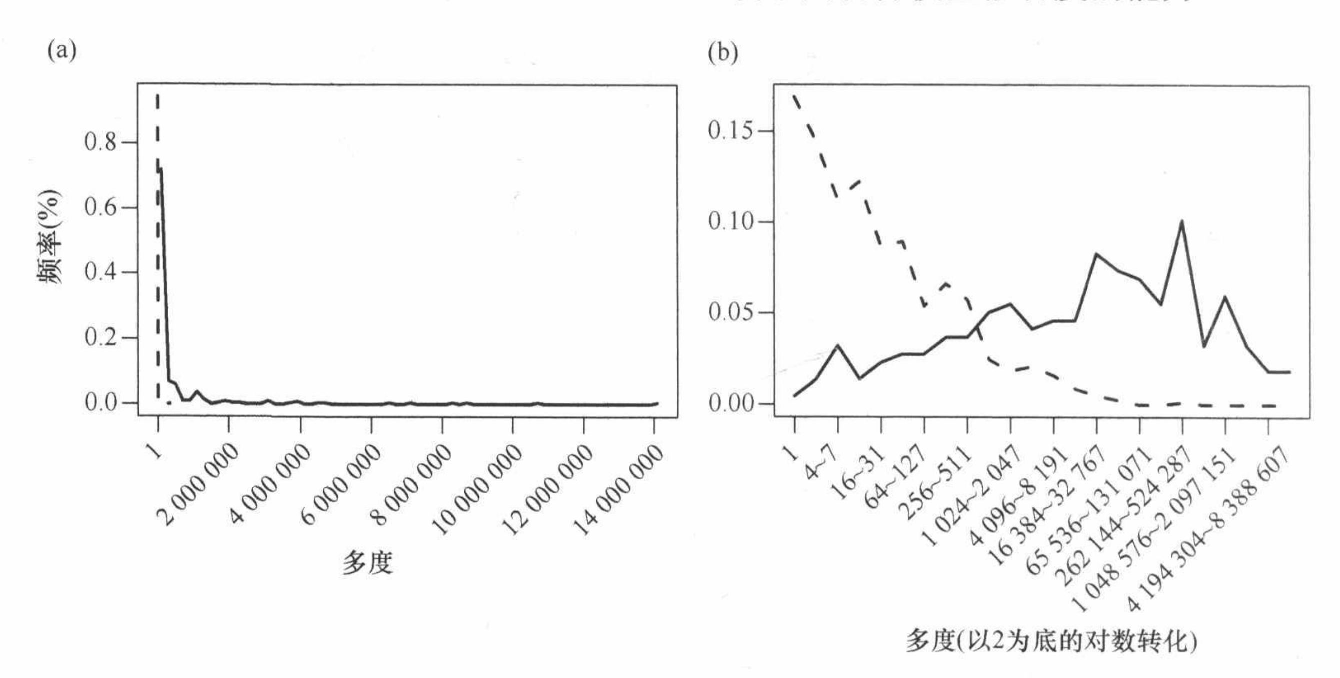


图 10.1　英国种鸟调查的物种多度分布［Gaston & Blackburn（2000）：实线］，以及埃克菲斯克（Ekoflisk）油田区底栖动物群系的物种多度分布［Gray et al.（1990）：虚线］。（a）为算术标尺，（b）为以 2 为底的对数标尺。注意：算术标尺处理的数据与对数标尺呈现的显著差异有很强的定性的相似性。

本章回顾和评价了用于物种多度模型拟合及其拟合效果评估的传统方法和最新方法。我们将讨论用于物种多度模型拟合、模型（绝对）拟合度评估及备择模型相对拟合度比较的方法。因为每个领域都有层出不穷的新方法，我们将描述和批判性地评估这些方法。最后对于如何选择物种多度模型拟合和检验方法提出建议，突出重要的研究方向，并且我们还给出了一些对数据分析结果进行生态学解释时应谨慎使用的词语。

本章着重介绍计数分析（如个体数），因为针对这类数据的调查最为广泛，许多生态学理论和统计模型均是基于这些数据提出的。然而，研究人员还分析了其他表征的指标，如覆盖百分比、生物量和能量（Chiarucci et al. 1999；Connolly et al. 2005）。需要指出的是，一些分布理论，如生态位分配理论，可能更能解释这些指标（Tokeshi 1990）。最近，Morlon 等（2009）提出了能够分析不同指标之间因果关系的一般化统计框架，而 O’Dwyer 等（2009）推导了依赖于个体大小的种群动态和中性模型的关系。在本章结尾处我们将简单讨论这个问题。

10.2　研究现状

10.2.1　物种多度模型

物种多度模型可能是基于理论（根据多度差异是由生物因素导致的这一假设进行推导）或者是基于现象的（因与经验分布相似而被选用）。随机多度模型，如中性模型（Bell 2000；Hubbell 2001）及 Engen 和 Lande（1996a，1996b）的环境随机模型，均是基于理论的模型；而逻辑特正态分布（Williamson & Gaston 2005）则是基于现象的。然而，大多数模型结合了理论和现象的特征。例如，生态位分配模型假设物种多度是与一个或几个生态位轴上随机确定的资源份额成正比的（Tokeshi 1990）。这类模型反映了物种获取资源的能力是决定物种多度的主要原因，也体现了生态位空间优先权概念。然而，物种对于可利用资源的占有份额是固定不变的，或者是从均匀分布中随机选取的，即使文献报道的关于这些特定值或分布的生物学证据没有取得进展。与此类似，Engen 和 Lande（1996b）展示出了一个物种的对数正态分布可从群落动态的随机模型中导出，但模型要素的选择依据倾向于数学上是否便于处理，而不是生物学因素（如物种内禀生长率的对数正态分布）。

除了反映群落中物种多度分布的形成过程外，生态数据中的分布也反映了从群落中采集数据的过程。最早试图用物种多度模型来拟合数据时，明确地考虑了这些因素。例如，Preston（1948）提出，不完全采样可能会产生截断的物种多度分布。后来通过建立数学模型实现了不完全抽样作用的公式化（如 Pielou 1975）。这样的模型通常用来解释来自群落和样本物种多度的复合分布：

$$\Pr(r, n) = \Pr(r|n)\Pr(n) \tag{10.1a}$$

$$\Pr(r) = \sum_n \Pr(r, n) \tag{10.1b}$$

方程 10.1a 是基于条件概率的定义。第一项是观测到某物种的多度为 r 的概率，其真实多度是 n；该数值依赖于采样的随机效应，随机采样会导致观测样品的相对多度在群落中物种相对真实值附近波动。第二项是真实多度为 n 的物种的概率，该值依赖于群落分布的形状，因此也依赖于决定分布的生物学过程。在一个样品中，某物种的多度为 r 的总概率（方程 10.1b）是方程 10.1a 中所有可能的真实多度值（n）条件下，观测到多度为 r 的概率总和（或者积分，如果真实多度是个连续变量）。

由方程 10.1 给出的模型表明，不完全采样可能会导致样本分布与群落分布出现明显差别。这种效应比简单截断真实分布要复杂得多，这与 Preston（1948）提出的观点一致，但是这种效应在性质上又与不连续的分布类似（图 10.2）。大多数

这样的模型认为数据是更大群落中的随机样本［如 Pr（$r|n$）服从泊松分布，均值与 n 成比例］，也有一些模型明确引入了物种多度的非随机采样效应。也就是说，若在不同采样尺度下物种的可检测性或空间分布存在差异，则物种在采样过程中被观测的概率可能与它们的真实多度不成正比（第 3 章）。例如，当这种非随机性服从泊松对数正态分布或负二项分布，而不是泊松分布时，Engen 等（2002）分析了物种多度分布的形状变化（见 Green & Plotkin 2007）。

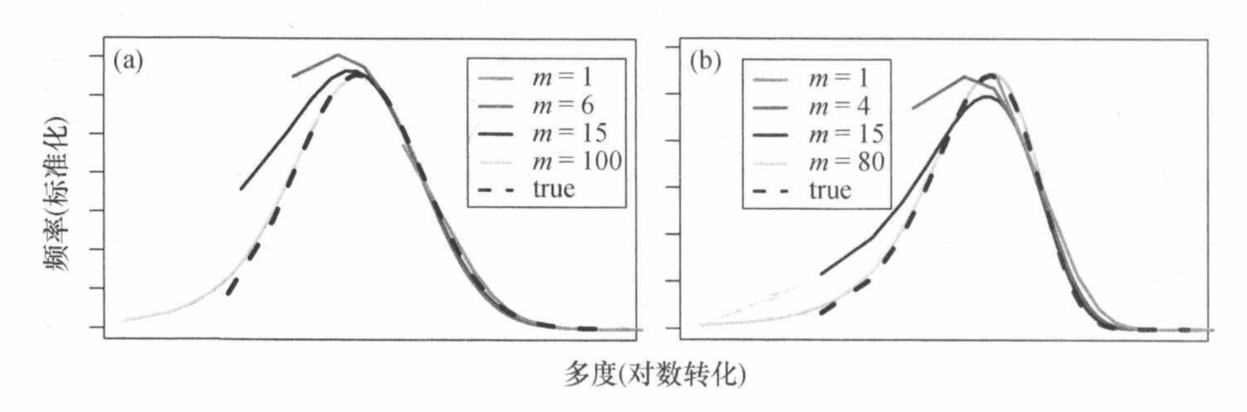


图 10.2　物种多度分布模式不完全统计的面纱效应图解。虚线代表对数正态分布（a）、群落的伽马相对多度分布（b）；实线代表不同采样密度下预期的泊松对数正态分布（a）和负二项分布格局（b）。与 Lande 等（2003）的研究相同，每条曲线沿横轴重新调整和转换，而该格局在性质上类似于潜在的多度分布，曲线未完全重叠。

10.2.2　获得预测多度

利用物种多度分布模型对样本数据进行拟合需要从可能的数值中选择一系列参数值。这需要考虑每一套参数值条件下产生模型预测值的方法，以及一个量化模型与数据一致性的统计量。对于很多物种多度模型来说，预测值可以通过将参数值代入一个解析解产生。例如，对于一个来自于物种多度分布为伽马分布的随机样本（Pielou 1975），或者对于一个由种群随机性（指迁入速率恒定）形成的群落（Volkov et al. 2007），物种多度为 r 的概率服从负二项分布：

$$P_r = \frac{\Gamma(r+k)}{r!\Gamma(k)} \frac{m^k}{(1+m)^{r+k}} \tag{10.2}$$

式中，m 和 k 是伽马分布的尺度和形状参数。

在其他情况下，模型预测的数学表达式是存在的，但是需要一个数值解。例如，泊松对数正态分布是从物种多度分布呈对数正态分布的总体中通过泊松抽样产生的：

$$\begin{aligned} P_r &= \int_{\lambda=0}^{\infty} \left[\frac{\exp(-\lambda)\lambda^r}{r!}\right] \left[\frac{1}{\lambda\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{1}{2\sigma^2}\left[\ln\left(\frac{\lambda}{m}\right)\right]^2\right)\right] d\lambda \\ &= \frac{1}{r!\sigma\sqrt{2\pi}} \int_{\lambda=0}^{\infty} \lambda^{r-l} \exp\left(-\lambda - \frac{1}{2\sigma^2}\left[\ln\left(\frac{\lambda}{m}\right)\right]^2\right) d\lambda \end{aligned} \tag{10.3}$$

式中，ln（m）和 σ 分别为自然对数转化的多度均值和标准差。方程 10.3 上面一行第一个方括号代表在样本中一个物种多度为 r 的概率是具有速率参数为 λ 的泊松分布，第二个方括号表示速率参数 λ 与群落多度成正比，服从对数正态分布。在这种情况下，积分不能显式地求解，因此必须应用数值法。一些情况下（借助计算机的帮助），方程 10.3 可与方程 10.2 一样快速地进行数值计算。而在其他情况下，由于需要重复计算大量参数值，计算变得较为复杂，从而明显地降低了参数估计的速率。

有些模型需要通过随机模拟生成预测值。大多数生态位分配模型属于此类，许多没有解析解的随机多度模型也是如此（如 Bell 2001）。这样大大增加了完成模型预测的计算时间。因为每个模拟模型的结果受随机变化支配，必须进行大量的模拟，通常取模拟结果的平均值作为模型的预测值。即使在模型预测中，这个平均过程也并不能完全消除随机偏差。如果模型参数产生于数据估计，那么寻找对数据拟合效果最好的参数值的过程将变得复杂，下面我们对此做出解释。

10.2.3　参数选择

一个模型对经验数据的解释能力往往取决于从大量可能的数值中筛选出的参数值，但并不总是如此。例如，在优势度优先占居模型中，由单个物种垄断的可用资源的比例服从均匀分布：在 0.5 与 1 之间的所有比例基本相等（Tokeshi 1990）。紧接着第二个物种以相似的方式消耗剩余资源，以此类推。不可能通过改变参数来获得比其他物种更多的资源。

对于有参数的模型，参数值一般是通过将数据与模型相比较而估计得到的。下面我们回顾一下几种参数估计的方法。在不考虑具体方法的情况下，对于一组特定的参数值，这种估计是基于观测数据与模型预测值之间差异的统计量化。通过调整模型参数，使得该统计量最小。当一个模型只有一个或两个参数时，可通过穷举法找出最佳拟合值：在一系列参数值中计算模型拟合统计量，找出最小统计量的值［如图 10.3（a）所示］。

然而，当模型预测或模型拟合统计计算很耗时的话，或者有很多参数需要估计时，这种做法可能不切实际。因此，现在的方法通常依赖于优化算法来高效地发现函数的最大值和最小值。这些算法始于参数值的初始值，通过改变这些参数值直到拟合度不再增加。这是通过统计模拟产生模型导致参数估计困难的原因：模型拟合的统计量会因统计模拟误差而产生波动，但会造成优化算法的失败［图 10.3（b）］，针对这个问题还没有现成的解决方案：研究人员须核查以确保每一个参数评估是最优拟合，如通过测绘最优拟合度（goodness-of-fit）（Hiborn & Mangel 1997）。当模型拟合中出现多个“局部峰值”时，优度拟合也可能会失败，

即任何参数值组合的小偏离都会引起模型拟合度的下降，即使存在最优的一组参数值［参考 Etienne 等（2006）在物种多度分析中的例子］。没有保险的方法可以避免出现上述情况，但是可以从多个不同的初始参数值开始进行优化的算法是一个很好的实践方法，这样可增加发现模型拟合中所有局部峰值的可能性。

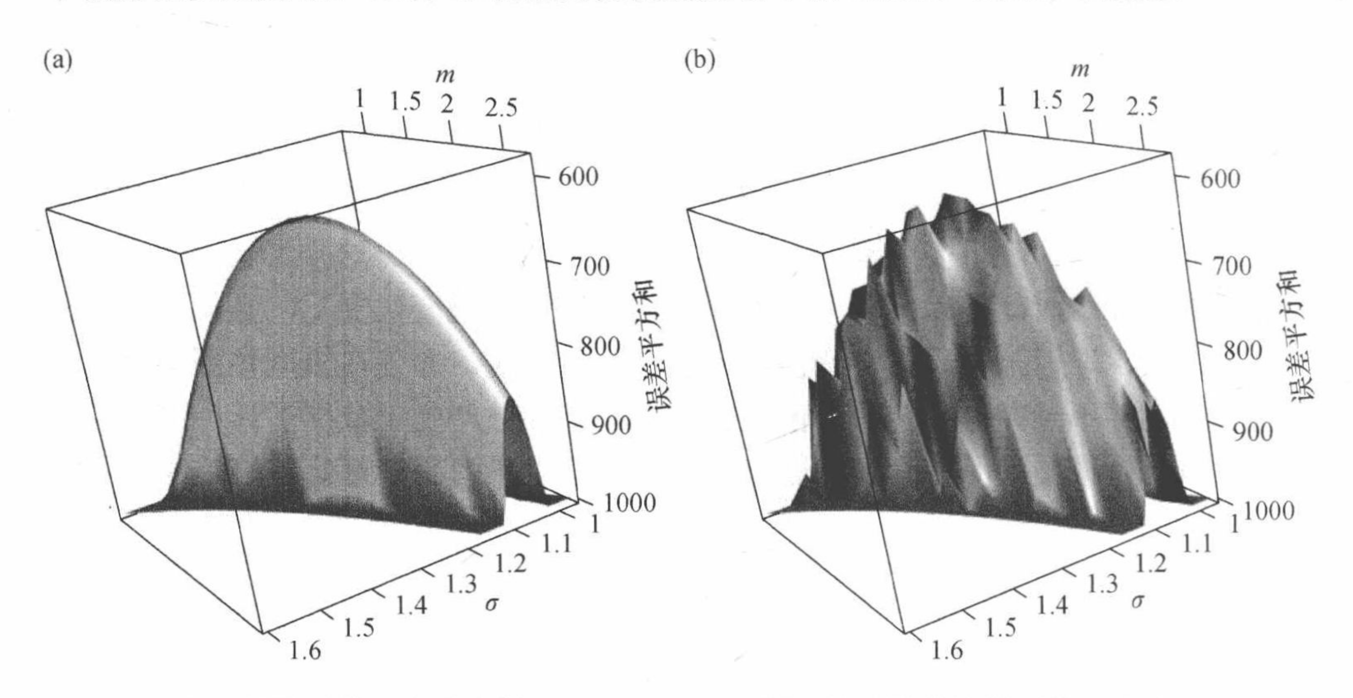


图 10.3 （a）泊松对数正态分布的误差平方和表面图，是对服从泊松对数正态分布（m=1，σ=1.5，以及 S=200）的排序多度数据进行拟合；（b）与（a）类似，但基于排序多度数据期望值；利用每组参数值进行 1000 个模拟，对获得的排序分布求平均值，生成参数排序分布的期望值。

我们现在来看一下几个用于参数估计的常用统计方法。

（1）物种多度的最大似然率

现在的研究通常采用最大似然率法来拟合物种多度模型。这需要在特定的模型参数下，推导或数值上逼近物种多度值的概率。例如，假定物种多度服从参数为 m 和 k 的负二项分布，方程 10.2 给出了样本中一个物种的多度为 r 的概率。观测值对一组特定参数值的支持度，即似然率，与这个概率成正比。

$$L(\theta|r) \propto \Pr(r|\theta) \tag{10.4}$$

式中，θ 为包含模型参数值的向量（如负二项式中的 θ=[m，k]），r 为观测到的物种多度。

注意，在似然率计算过程中所涵盖的物种必须出现在该样本中。如果群落中的物种没有出现在样本中，可用泊松对数正态分布或负二项分布来拟合模型，即用下列模型的零截尾分布表示：

$$\Pr(r|\theta) = \frac{P_r}{1-p_0} \tag{10.5}$$

式中，p_r 为一个物种多度为 r 的似然率（如方程 10.2 和方程 10.3 所呈现的）。此

外，分母为该物种多度不为 0 的概率，假设在样本中某个物种最少出现一次，Pr（$r|\theta$）表示这个物种的多度为 r 的概率，最常见的是，通过简化假设：一个物种多度在统计学上与其他物种相独立，扩展方程 10.5 来解释整个样本，似然率则由单个物种相乘得来：

$$L(\theta|r) = \frac{S_{\text{obs}}!}{\prod_{n=1}^{N} \Phi_n!} \prod_{s=1}^{S_{\text{obs}}} L(\theta|r_s) \tag{10.6}$$

式中，S_{obs} 为观测到的物种总数，N 为样本中的总个体数，Φ_n 为多度为 n 的物种数。分数部分是一个标准化常数，它用来说明具有 S_{obs} 个物种的样本中观测到的物种多度组合的数目（通常忽略它，因为任何给出的物种多度样本是独立于模型或参数值的）。

现实中，在统计学上一个物种的多度与其他物种多度并不独立。例如，在一定面积内对固着生物进行采样，当一个物种多度特别大时，留给其他物种的可用空间就减少了。解释这种约束的一种方法是以采样的物种总多度为条件（条件概率）。换言之，假设一个样本中观测到一系列特定物种的多度总计达 N，这一组物种多度的似然度是多少呢？这要求将概率标准化。计算这个量可能是非常耗时的，因为它需要计算在固定样本大小 N 下的 S_{obs} 个物种多度所有可能组合的似然率，然后将它们相加（Etienne & Olff 2004）。

考虑到这个约束条件非常烦琐，所以对违背独立性假设也使用简单的似然率进行参数估计（方程 10.6）的鲁棒性评估是很有价值的。为阐述这个问题，我们通过两种不同的模拟方法生成数据：在泊松模拟算法中，个体（及物种）的取样是相互独立的，即与方程 10.6 一致；在超几何算法中，设定固定的样本大小，从群落中采集个体（详见框 10.1）。然后比较了采用简单似然函数获得的参数估计偏差。我们未发现参数估计偏差上的差异（图 10.4）：对于这两个模型，成对观测值的 Wilcoxon 检验（秩和检验）表明模型的任何参数值的偏离不存在明显差异（每个实例中 $P>0.4$）。

框 10.1　基于固定样本大小的参数偏差

对于泊松对数正态分布，我们首先模拟了一个指定的物种数 S_{true}、对数标准偏差 σ 的群落物种潜在分布。对于超几何算法，我们从该群落分布中抽取 N 个个体，该群落中任何一个个体属于物种 i 的概率 p_i 等于群落中物种的相对多度。再根据方程 10.6 的似然率对模拟的样本分布进行泊松对数正态分布拟合。根据泊松算法，对群落中的每个物种，我们从平均值为 p_iN 的泊松分布中选择一个随机数值来生成样本的多度值，因此总样本容量是一个平均值为 N 的泊松分布。值得注意的是，在两个算法中，样本中观测到的物种数可能是（一般是）

小于 S_{true} 的，因为有些物种的多度为 0。对于每一个自举算法，我们对 27 个参数值和样本大小的组合中的每一对组合都模拟 1000 次：σ=[1，2，3]，N=[100，1000，10 000]和 S_{true}=[20，200，2000]。我们计算了平均标准偏差，即参数估计平均值（每个参数值组合进行 1000 次模拟）与真实值之间的差异。

对于负二项式，除了采用的群落分布为伽马分布，而不是对数正态分布，我们进行同样的计算，参数和样本容量组合为 k=[0.01，0.1，1]，N=[1000，10 000，100 000]，S_{ture}=[20，200，2000]。在这个模型中要求 N 取更大值来确保有足够多的物种出现在样本中，从而保证参数估计的收敛。

见 Connolly 等（2009）对于算法的详细描述。

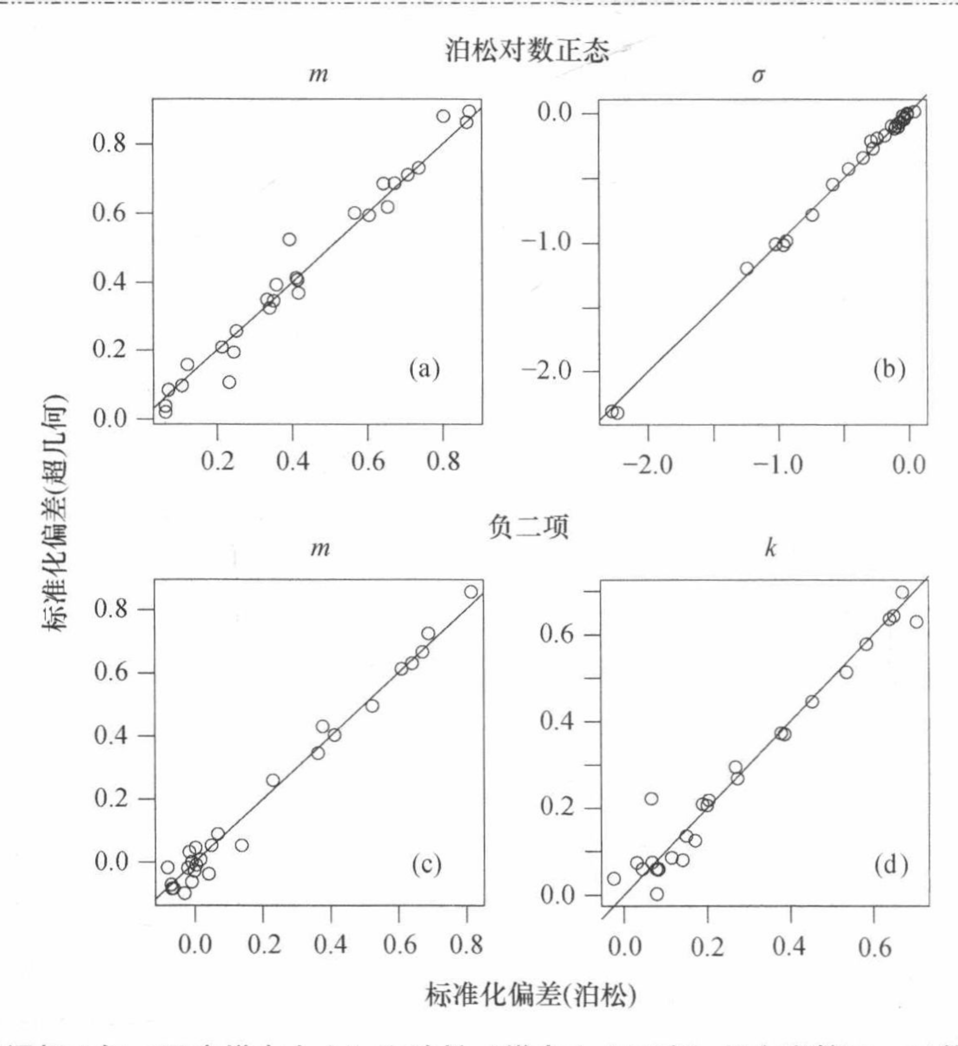


图 10.4　根据超几何（固定样本大小）和泊松（样本大小可变）的自举算法，对数据模拟的参数值的标准偏差的比较。（a）和（b）中每个点代表泊松对数正态分布 27 个参数组合中的一组的平均标准偏差，（c）和（d）则为负二项分布。见框 10.1 中对自举模拟的详细描述。大的标准偏差［如量级>1，（b）图左下方］对应于 σ=3 的情况，样本大小要小于总物种丰富度。在这些情况下，实际出现在模拟样本中的物种总数比例很小。

这些分析表明，不对样本大小设置前提条件不可能显著影响参数估计偏差，至少在这两个模型中是这样的。另外这些分析还阐明了在其他模型中如何检查这样的问题。

（2）基于多度等级的最大似然率

首先是将物种多度分成几个多度等级，然后利用最大似然法拟合模型，对比实际观测与模型预测（如 Hubbell 2001）。一般情况下，因为分组过程消除了原始数据中可提供给模型拟合的重要信息，这种方法的效果比采用真实多度值要差一些。因为这种多度等级本质上具有对数性质（如随多度增大而等级变宽），对多度最大的物种而言，这种信息的丢失特别显著。由于高多度物种的尾部厚度体现了物种多度模型之间的主要区别，这种信息丢失问题可能非常重要，因此，对不分组数据进行拟合导致模型参数可信区间更小（与此类似，会导致更好的拟合优度和模型比选结果）。然而，我们并没有足够的理由怀疑多度等级数据一定会导致参数估计存在偏差。因此我们怀疑，多度等级数会使得统计推断强度减弱，而不是说它错了。

有一种情况，即当模型预测必须由统计模拟生成时，对多度等级数据的模型拟合可能会更好（如 Hubbell 2001）。为计算似然率，每个观测到的物种多度必须有该多度的概率的一个模型预测值。当模型预测由模拟生成时，这种似然率必须通过运行一组参数值组合的大量模拟，最后再由模拟得到的物种多度给出物种的平均比例。然而，当一个物种最终具有的一定多度值的真实概率很低时，多次模拟的统计变异可能对参数评估产生重要的影响。例如，可能会获得完全不同的似然率，这取决于 1000 个模拟中是有一次、两次还是三次模拟产生了观测到的特定物种多度的数据。对多度等级而不是特殊多度值的预测，会倾向于使模拟结果与其他模拟在重复运行中相一致，以及使参数估计更稳定。

（3）排序多度的最大似然度

因需对每一个物种多度进行排序，排序分布不同于一般的物种多度分布（如多度最大的物种排序为 1，下一个最大多度物种排序为 2）。相对于非排序分布，排序分布在顶层引入一个统计复杂性层次：序号为 j 的物种多度不能高于序号为 $j-1$ 的物种，不能低于序号为 $j+1$ 的物种。对于排序分布，我们只知道最大似然率方法（Foster & Dunstan 2009）。这种方法以物种总数、总样本量和所有物种的多度进行排序。

$$\Pr(n_j) = \Pr(N)P_r(S|N)P_r(n_1|S,\ N)\Pr(n_2|S,\ N,\ n_1)\cdots$$
$$\Pr(n_S|S,\ N,\ n_1,\ n_2,\ \cdots,\ n_{S-1}) \tag{10.7}$$

对于一个特定排序分布的物种而言，当分布概率比全部物种多度分布本身有更简单形式的情况下，相较于通过对物种多度频率分布的拟合，似然法可能是更

易处理的参数估计方法。例如，几何级数模型中，一个物种的多度是从一个依赖于较高多度的所有物种的多度的概率分布中抽取的，而不是依赖于较低多度的物种。这样的模型自然将其用于类似的方法。然而，对于很多模型来说（泊松对数正态分布），还没有类似于方程 10.7 的似然率可用来阐述排序分布。

（4）最小二乘法

在文献中，最小二乘法经常用来作为最大似然法的替代方法。通常，这种方法通过寻找以下函数最小化的参数值来对多度进行排序：

$$\sum_{j=1}^{S}(n_j - \hat{n}_j)^2 \tag{10.8}$$

式中，n_j 为第 j 个物种的观测值，$\hat{n}_j$ 为第 j 个物种的估计值（Loehle & Hansen 2005；Woodcock et al. 2007）。然而，最小二乘法也被用来拟合分组的物种多度数据（Gray et al. 2005；Pueyo 2006；Volkov et al. 2007）。

有必要谨慎地对待拟合物种多度数据的最小二乘法，尤其是应用于排序多度数据时。如果满足以下三个条件，那么支持最小二乘估计的统计理论成立：观测值在统计上互相独立，对所有预测值而言方差相等，残差的平均值为零。对于排序多度数据，显然违背前两条假设，也没有理由期望满足第三个假设。特别是每个排序多度都被约束，不高于具有更高排位的物种多度，不低于更低排位的物种多度。这种约束使得排序多度高度不独立。另外，从最高多度的物种到最低多度的物种在多度值的范围宽度上快速地趋于狭窄，因此多度残差的变化是物种序号的函数。例如，在一个集合中，很多物种多度分布中有不少出现单个体的物种。在这样的群落中，最低排名的物种将被确定其多度为 1，因为下一个具有较高排名物种的多度也是 1。

对于用最小二乘法拟合分组多度数据，情况有所不同。“观测”值和“预测”值都不是具有一定排位的物种多度，而是在特定多度分组中的物种数。在后者这种情况下，物种之间在统计上依赖性可能更弱。另外，在随机取样情况下，在一个多度分组上的物种数变异近似地服从泊松分布。假如在每个多度分组上预测物种数足够大（5 个物种或更多），泊松分布就非常近似于正态分布。这样并未解决方差不等的问题，方差不等违反了最小二乘法的假设。然而，由于泊松分布的方差和平均值是相等的，可以将残差除以相应的预期均值，从而使得残差均匀化。在最小化 Pearson χ^2 统计方法中就隐含这种处理方法（如 Doroghazi & Buckley 2008）：

$$\chi^2 = \sum_i \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i} \tag{10.9}$$

式中，O_i 和 E_i 分别是多度分组 i 中观测和预测的物种数。因此，如果预测值不是太小，通过最小化χ^2 的参数估计与最小似然估计对分组多度的拟合有相似的性质。

（5）分别估计的参数

尽管多数物种多度分布分析的参数估计是通过寻找使模型拟合度最大的参数值，但一些模型的参数可单独进行估计。一般而言，这要求参数代表一个可测量的生物学变量。例如，多数中性模型明确包含了描述新迁入成员在群落中比例的参数［如迁移参数 m；Hubbell（2001）］。如果有关于物种扩散的经验信息（如扩散核的形状），就可以根据这些信息来估计 m（Etienne 2005）。因为约束了一个模型可能的形状，该方法使模型和数据之间的一致性不太可能是偶然的，因此，表明模型确实是对产生数据的生态过程的近似。我们所知道的这个方面的最好例子是关于潮间带群落动态的研究，其中的死亡数和迁移率通过在实验区观测到的空间占有率转化而来，然后对相同样地独立断面的物种多度分布进行预测（Wootton 2005）。

10.2.4　拟合优度检验

拟合优度检验包含决定一个模型一旦拟合数据，是否充分地捕捉到了在这些数据中存在的格局或者模式。通常，在物种多度分析中，根据观测值和预测值数据的一致性，或者根据模型对总方差的解释率进行评估，这种评估是主观的。正式的拟合优度检验应该是确定如果模型是正确的，模型拟合是否比预期要差，如果比预期差，差多少？在物种多度分析中，这种检验包含了针对频率分布的几个传统检验方法［如 Kolmogorov-Smirnov 检验，Pearson χ^2（卡方检验）或者 G-检验］。最近，高效的计算方法已得到应用，并在识别模型拟合方面表现较好。最近几年，我们也看到有关模型拟合的信息提取技术，可决定模型预测与实际数据中的差异。最后，尽管不是严格意义上的拟合优度检验，模型拟合也可以通过对格局的预测来评估，而不是对拟合过程的评估。后一种方法突破了模型本身只描述数据的能力，洞察数据格局产生过程是否与模型中包含的过程相一致。

拟合优度检验是零假设检验：它们决定着是否可以拒绝数据是由指定模型所产生的这一假设。然而，生态学家逐渐意识到，模型是对自然界的理想化，因此在足够多的数据和有力的拟合优度检验下，所有模型均可被拒绝。这种认识部分是源于对模型比选统计的兴趣，就像拟合优度检验，这种模型比选统计的目的在于将一个模型与其他模型相比较，而不是去检验现有模型相对于“真实”存在的模型的可能性。然而，拟合失败的模型本身也暗示着，模型所忽略的过程在自然界中也有着重要的作用（如 Dornelas et al. 2006）。此外，如果没有备择模型可对数据进行近似拟合，很多模型比选的统计量是无效的。最后，模型对未观测到的数据预测的应用，关键依赖于其描述真实分布的能力。因此，拟合优度分析在研究物种分布中仍然是重要的，但在统计学上有一个重要的转变，即由量化统计显

著性向量化拟合不足的转变，强调说明数据很难由模型近似拟合的特性。

（1）主观方法

模型拟合的图形化评估可追溯到最早的物种多度分布分析（如 Fisher et al. 1943；Preston 1948），在介绍物种多度的文献中仍然很普遍（Ford & Lancaster 2007；Engen et al. 2008）。图形化评估对于识别数据的内涵很重要，这些数据本身才是导致与模型不一致的主要原因。当单独使用时，图形化评估并不能提供有用的信息，甚至可能误导研究者，就像其他的方法，如检验 r^2 值。除非极其巧合，一个物种多度模型的预测永远不会与经验模式完全吻合。这种差异可能是由与模型一致的随机效应所致。例如，一个模型可以预测一个群落中多度较高的物种包含了群落60%的个体数，实际上这对于自然群落中是正确的，但是样本中物种多度可能会过高或过低。或者，差异也可能是由模型不能很好地模拟“真实”分布所致。主观方法不能严格地区分这两种可能性。

（2）渐进检验

拟合优度检验将模型拟合统计量与零分布进行比较。如果数据与模型一致，模型拟合统计量应是从该分布中随机抽取的。统计理论已广泛用于识别统计量，该统计量所对应的零分布与模型具有同样的形状，如参数值。多个这样的检验统计量已被用于物种多度数据的分析。例如，通过对多度转换进行标准正态分布、对数正态分布和逻辑特正态分布检验（Connolly et al. 2005；Williamson & Gaston 2005）。然而，这种方法只有在数据转换后呈高斯分布时才可用。更多的一般性检验涉及联列表的应用，通过卡方检验或者类似统计量（Yin et al. 2005；Caruso & Migliorini 2006；Pueyo 2006；Sitran et al. 2009）来比较不同多度物种出现频率的观测值和预测值，即使所用的零分布为卡方分布。其他分析使用了 Kolmogorov-Smirnov 检验，但与大多数物种多度分析一样，在由数据进行模型参数估计时，这种检验效果较差（Zar 1996）。

（3）参数自举

渐近检验是基于在有关数据的一定假设下，以特定统计量应有的分布获得的数学近似数。通常，这些简单的假设并不容易满足。例如，只有在每个多度范围内有最小频次，卡方零分布才适用，因此，在实践中一个多度分组中的物种必须覆盖较大的多度范围。这样从数据中剔除信息，导致统计检验的功效低。另外一个可供选择的方法是通过模拟与特定拟合模型假设相一致的数据来直接估计零分布，再对计算每个模拟的模型拟合统计量。基于大量模拟，计算每个模拟的检验统计量，该频率分布可作为对经验数据进行模型拟合的零分布。这种方法称为“参数自举”。因为我们对拟合模型进行数据重复采样，来估计参数的不确定性，而不是对数据本身进行重采样（Efron & Tibshirani 1993）。这个方法的弊端是，零分布针对具体样本和模型，因此每个模型和数据必须重新分析。然而，计算能力的发

展逐渐使这种方法变得更加实用，其多种用途使参数自举较传统方法更有竞争力。例如，在生物学中，在捕获-标记-再捕获分析（White et al. 2001）和系统发生学中，参数自举法已成为常用方法（Holmes 2003）。

在物种多度分析中，参数自举的应用还比较少，但已提出了几个不同的检验统计方法。Tokeshi（1990）第一次提出通过模拟的方法来检验模型拟合，而这种模拟是通过比较经验排序多度数据与由生态位分配模型模拟的数据，Bersier 和 Sugihara（1997）随后提出针对这种分析的检验统计量。Volkov 等（2003）和 Etienne 等（2006）利用模型最大对数似然率作为检验统计量。Connolly 等（2005，2009）的偏离值，即对数似然率的一个标准化的检验统计量，可用于对具有不同样本大小和参数值的采样点进行比较。

（4）样本容量：物种或者多度？

在大多数的物种多度分析中，拟合优度检验隐含着假设物种多度值被取样，而不是个体被取样。例如，χ^2 检验的统计量的零分布是根据假设：一个多度分组中物种频次预测值的随机变化服从泊松分布。这种变化对应于取样得到的某些物种数，而每一个物种都有多度。同样，在很多参数自举分析中，在实际样本中对每个物种抽样获得一个多度值（Diserud & Engen 2000；Connolly et al. 2005；Engen et al. 2008）。然而，在大多数生态调查中，对一定面积或者生境空间进行采样，这个样本包含一定数目的个体数，反过来包含物种属性。特别是一个重复样本并不能采到相同物种数，因为很多存在于群落中的物种并未在该样本中出现，而物种数受采样随机性的影响。

发展用于模拟这种重采样过程的参数自举法可能比大多数拟合优度检验假设的物种取样方法更实际。Etienne（2007）为中性模型提供了一个算法，在这个算法中扩散限制决定了样本中一个物种的出现及其多度，Connolly 等（2009）为群落分布随机取样的模型假设提供了一个算法（如泊松对数正态分布、负二项分布等）。这些算法导致拟合优度统计的零分布更狭窄，而在对模型拟合不足的检验方面比基于物种采样假设的类似算法更好（Connolly et al. 2009；同样见框 10.1）。这种差别说明，一般情况下，在检测背离物种多度模型程度方面，基于个体采样的拟合优度检验要比那些基于隐式或显式的物种采样假设的检验更强大。

（5）多格局检验

大多数针对模型拟合的评估是将模型预测值与用来拟合的数据进行比较。这种评价告诉我们模型是否充分地描述了物种多度数据。然而，物种多度分析的目的远不止这些，而是了解拟合优度是否表明模型对产生数据的生物学过程有一个较好的近似。McGill 提出的一种方法就是检验物种多度数据拟合中的参数是否同样可以解释群落的其他特征（McGill 2003c）。这种方法的多数例子涉及中性模型的检验。例如，Adler（2004）利用参数估计和中性模型拟合草地群落的物种多度

数据，确定群落的物种-面积关系，再将预测值与实际观测的物种-面积关系相比较。Wootton（2005）首先根据底栖群落空间占居率的时间变化估计了中性模型参数，然后在不假设竞争优势的情况下检验了模型对群落时间变化的预测能力。Dornelas 等（2006）对石珊瑚物种多度分布进行了中性模型拟合，预测了群落相似度的频率分布，并与数据的群落相似性分布进行了比较。

10.2.5 模型比选

在物种多度分析中，我们经常希望知道几个备择模型中哪个可为数据提供最佳近似，或者可评估它们的绝对拟合优度。很多学者已通过图形对实际数据和物种多度模型的预测进行比较。例如，很多早期分析表明物种多度分布存在多个峰，是根据对物种多度分布的图形检查得出的（Gray & Mirza 1979；Ugland & Gray 1982）。其他方法本质上是对不同模型拟合优度统计的比较，如由排序分布计算的 r^2 值，从物种多度频率计算的卡方统计量，或者从参数自举中计算的统计量（McGill 2003b；Volkov et al. 2007；Harte et al. 2008；Connolly et al. 2009）。

尽管前面描述的这些方法可能有用，但也有很大的局限性。备择模型的不确定性程度差别可能与它们预测的物种多度格局有关。例如，有多个参数的模型形式更灵活，即使在预测新样本方面较差，在数据拟合优度方面却更强。另外，最低 r^2 的模型或者表现最好拟合的模型，可能依赖于物种多度本身的尺度。例如，与用对数表示的排序多度相比，就算术标尺上的排序多度而言，模型拟合更易受高多度物种的影响。另外，不同的模型对物种多度分布变化原因的解释有不同的假设，因此模型和数据之间的差异是与模型假设相对应的。

为克服在特定模型比选方法上的主观性，很多领域的生物学家越来越多地转向具有较强统计理论基础的模型比选方法。尽管这种做法在物种多度数据分析上还不是十分普遍，但有几个模型比选方法已得到了应用，包括赤池信息量准则（AIC；Connolly et al. 2005）、贝叶斯因子（Etienne & Olff 2005）、贝叶斯（或者施瓦茨）信息准则（BIC；Dornelas & Connolly 2008）和偏差信息准则（DIC；Golicher et al. 2006；MacNally 2007）。在这些方法中，如果参数可进行最大似然估计，那么 AIC 和 BIC 是可以直接计算的，贝叶斯因子和 DIC 则更加复杂，有时相当复杂，因为它们包含了模型参数值的先验。然而，所有的模型比选统计量权衡量化了复杂模型的不确定性增加和简单模型的偏差增加（如模型预测与数据之间的系统差异）。这些统计量都是基于似然率的，由于差异是在自然尺度上测量的，因此这些统计量并非随意选择原始数据或对数转化数据对排序多度作图。

（1）赤池信息量准则

当模型作为对研究数据真实分布的近似时，AIC 估计了信息减少（Burnham & Anderson 1998）。因此，它为模型对来自同一分布的新数据的预测能力提供了一

个相对测量。在很多生态学研究中，样本大小相对较小时，采用修正的 AIC 准则，称为 AIC_c：

$$AIC_c = -2\log(L_{max}) + 2k + \frac{2k(k+1)}{n-k-1} \quad (10.10)$$

式中，L_{max}为模型的最大似然率，k 为模型中参数的数量，n 为样本容量。第一项测量了模型拟合不足的信号，而后两项针对有更多参数的模型，它们对新数据的预测有更大的不确定性。注意当样本容量（n）越大时，第三项越小。因此，对于适当大的样本容量，AIC 仅依赖于模型拟合度和参数的数目。有关哪一个模型是最好的这种不确定性也可通过计算赤池权重来测量，依据是：该模型是最好模型的概率与 $e^{-AIC/2}$ 成正比。

与所有模型比选统计量一样，AIC 是有争议的。AIC 的支持者强调，当模型是作为来源于数据的真实分布的近似时，AIC 是信息丢失的一种估计，因此作为模型比选的客观根据。AIC 反对者大部分人通常引用这样的事实：当在研究中模型生成数据时，通过 AIC 选出真实模型的可能性随着样本容量的增加并未达到 100%。关于 AIC 的优势和劣势的大量讨论，读者可以直接翻阅相关的统计文献[见 Burnham 和 Anderson（1998）及 Taper 和 Lele（2004）面向生态学的讨论]。

最后，AIC 在几个方面的推导是将模型作为产生数据的真实分布的一个近似，因此只有当模型是对真实分布的充分逼近时才建议使用 AIC。因此，在用 AIC 选择模型时，拟合优度检验是必不可少的方法。

（2）贝叶斯方法

为理解用于模型比选的贝叶斯方法，了解有关贝叶斯定理及其计算模型参数概率分布的所有方法是很重要的：

$$p(\theta|y, M) = \frac{\Pr(y|\theta, M)\, p(\theta|M)}{c} \quad (10.11)$$

式中，$\Pr(y|\theta, M)$为似然率：在具有一组特定参数值 θ 的模型 M 为真的情况下，观测到数据 y 的概率。$p(\theta|M)$为参数概率分布，在数据收集之前的先验。先验可能依据以往获得的独立数据，也可能反映主观信念，或者因为（通常情况下）其对后验分布$p(\theta|y, M)$的影响较似然度要小而被选用。后验分布是数据对模型参数进行校正后的概率分布。因此，如果一组特定参数值相较于其他参数组的拟合效果好，那么相比先验分布而言，这组参数将会比第二组参数具有更大的后验概率。c 为归一化的常数，使得后验分布$p(\theta|y, M)$具有概率分布的形式即将$p(\theta|y, M)$对所有可能的参数值进行积分，总概率为 1。我们可以把先验和后验分布看作一组参数值是真实值的概率估计。或者也可看出一组特定参数值逼近真实值的概率估计（Spiegelhalter 2002）。

最直观的贝叶斯模型的选择统计量是贝叶斯因子（也称后验胜算比），只有在

考虑两种竞争模型时才适用：

$$B=\frac{\Pr(y|M_1)\Pr(M_1)}{\Pr(y|M_2)\Pr(M_2)}=\frac{\left[\int_{\theta_1}\Pr(y|\theta_1,\ M_1)p(\theta_1|M_1)d\theta_1\right]\Pr(M_1)}{\left[\int_{\theta_2}\Pr(y|\theta_2,\ M_2)p(\theta_2|M_2)d\theta_2\right]\Pr(M_2)} \tag{10.12}$$

Pr（$y|M_1$）为在模型 M_1 是真实的情况下，观测数据为 y 的概率。计算时，我们必须首先计算观测数据的概率，假设一个模型和一组参数值（θ_1）：Pr（$y|\theta_1$，M_1）。然后对所有可能的参数值组合的概率进行平均，根据模型参数的先验概率赋予权重。加权平均是公式分子上的积分，即以次序乘以模型先验概率Pr（M_1）。通常认为对所有竞争模型这个量是相等的，在这种情况下，贝叶斯因子只是评估数据对竞争模型的支持程度，类似于传统似然比率。在实践中，方程 10.12 中的积分计算非常困难，因此贝叶斯因子可通过计算能力较强的技术，如马尔可夫链蒙特卡罗方法（MCMC）来计算。

尽管来源于贝叶斯因子，但 BIC（Schwarz 1978）的计算更简单：

$$\mathrm{BIC}=2\left[-\log(L_{\max})+\frac{k\log(n)}{2}\right] \tag{10.13}$$

式中，方程 10.12 模型中最大对数似然率和加权平均似然率之间的差异为 BIC 的近似值，有一个额外参数惩罚项 $k\log(n)/2$。与 AIC 的惩罚项不同，BIC 的惩罚项随样本增大而增大。换言之，如果样本容量很大，与较小样本时的要求相比，一个有很多参数的模型需要在拟合度上有更大提高才能被看成是最佳模型。不同于 AIC，BIC 表现出一致性：随着样本增大，选择真实模型的确定性增加。因此，如果模型中的一个被认为是真实的，那么 BIC 就会被优先选择。然而，如果我们反过来认为来源于数据的真实分布比其他模型更复杂，那么在使用 BIC 作为模型比选统计量时仍存在争议（Burnham & Anderson 1998；Spiegelhalter et al. 2002；Boik 2004）。额外的忠告是，BIC 的推导假定样本足够大。与 AIC 不一样，BIC 没有针对小样本的修正形式。因为如果样本不够大，在贝叶斯框架中，模型参数的先验概率对模型比选有重要影响。

最后，DIC 是基于偏差检验（deviance）的贝叶斯方法（Spiegelhalter et al. 2002）。偏差是对拟合不足的估计，它反映了拟合模型的对数似然率和假定能完全拟合数据的理想模型的对数似然度之间的差异。DIC 的计算公式为

$$\mathrm{DIC}=D(\bar{\theta})+\left[\overline{D(\theta)}-D(\bar{\theta})\right] \tag{10.14}$$

式中，$\overline{D(\theta)}$为模型偏差的均值，根据模型参数后验分布赋予权值，$D(\bar{\theta})$为由后验参数均值确定的偏差。在这里，方括号表示类似 AIC 和 BIC 中的惩罚项，因为在具有更多参数的模型中$\overline{D(\theta)}$和$D(\bar{\theta})$的差异更大。当模型参数的先验分布非常平缓时，或者有大量数据时，DIC 与 AIC 估计大致相同（Spiegelhalter et al. 2002）。然而，当参数是由 MCMC 方法来估计时，可由模型参数值的后验分布来计算 DIC，

因此当研究者希望考虑参数先验分布时，或当参数数目或者样本大小很难计数时（在一些多层次的模型和数据结构中），DIC 可能比 AIC 更适合。

10.3　展望

近一个世纪以来，对物种多度格局进行分析已成为宏观生态学的重要内容。它在时间上横跨了从似然度概念的提出到计算机的发明，信息论、统计学上的“频率学派”和“贝叶斯定理”方法，以及后来的排除最小二乘法的参数估计的快捷计算方法的出现。因此，自几何级数、对数正态分布和对数分布第一次用于物种多度数据比较以来，用于模型拟合和评估的工具有了很大发展。在回顾了现在应用的分析工具后，我们提供了关于如何有效地使用这些工具对物种多度模式进行分析的指南，强调了一些今后应研究的领域。

10.3.1　物种多度模型的抽样理论

采样误差往往会严重扭曲物种多度分布的形状。因此，只要有可能做到，我们应利用既包含“真实”物种多度分布模型又包含用于描述抽样的混合分布模型。然而，对于一些物种多度模型，如生态位分配模型而言，这类混合分布还没有公式化，这将是未来研究的一个重要方向。另外，显式地刻画采样点的生物聚集，或者物种可检测性差异的混合分布仅在少数案例中得到研究。事实上，大多数生态学家并未在希望推断的尺度上进行随机采样，而更有可能在大区域内的多个小样地中进行高强度的采样。生物在局部聚集时，在研究样点上的分布将不同于整个区域的分布。因此，需要一个针对非随机采样的易于操作且一般化的框架。

此外，大多数面向数据的抽样理论主要针对个体计数数据，因此适合于计数多度数据。其他多度计量指标（如覆盖、生物量）的采样效应通常缺少研究，但至少有两种处理方法。一种方法是考虑个体水平上的采样效应，有多种方法可将连续变化的个体生物量加到一个特定的生物量观测值中。另一种方法是运用类似于方程 10.1 的分布，第一项描述了在一定面积、容量或者整个群落中生物量观测值的随机变化。然而，我们并不了解这样的理论或经验规律可以用来描述生物量的聚集（如 Harte et al. 1999；He & Gaston 2003）。这同样是未来研究的重要挑战。

10.3.2　参数估计

只要有可能做到，我们就倾向于利用最大似然法来估计参数。在我们看来，在有拟合频率分布的软件的情况下，通过双眼主观判断模型拟合是不必要的，也不再合理。另外，除了可以采用随机模拟外，在模型拟合之前对物种多度进行分

组则是没有必要的，这可能会降低参数估计的精度。更为一般地说，由于只有在满足近似正态性和方差齐性情况下统计理论才成立，我们对于最小二乘法拟合物种多度模型需要保持谨慎。一般情况下排序多度数据不满足这些统计假设。只有对尾部多度非常高的物种进行很粗糙的分组，对数据或者残差进行适当转换后，才有可能满足这些条件。然而，尽管最大似然法具有坚实的理论基础，但其并不是完美无缺的。尤其对于出现较大偏斜的分布（图 10.4；见 Diserud & Engen 2000；Connolly et al. 2009），最大似然法可能有偏差。因此，我们相信对不同参数估计方法进行严格比较是很有益的。

很多物种多度模型允许任意大的物种多度，但在实际样本中，样方大小和断面长度对可能出现在样方中的个体总数设置了上限。为解释该现象，一些研究者关注以样本个体总数为前提条件的最大似然法，而不是将每个物种的多度作为完全独立变量来处理，允许样本无限大或者无限小（如 Etienne & Olff 2005）。尽管我们还没有发现违背统计学独立假设会增加参数估计的偏差（图 10.4；Connolly et al. 2009），但我们并不了解这种鲁棒性对于物种多度模型是否具有普遍性，或者它对模型比选统计量有什么样的影响。对这个问题的进一步研究有助于进一步明确对样本容量的约束是否会对物种多度分析结果造成影响，以及在什么条件下会造成影响。

对由生态学理论显式推导出的物种多度模型（如随机多度模型），应用模型参数的外部独立信息，在增强基于物种多度分布模型拟合的统计推断方面有很大潜力（Wootton 2005）。通过加入这种独立数据提供模型参数的不确定性信息，这类方法将得到进一步的发展。因此，对于一组参数值，将有两种似然率：一种是针对物种多度数据；另一种是针对独立数据。将这些似然度相乘得到两组特定数据下参数的总似然率。同样在贝叶斯方法中，独立信息可用来构建模型参数的先验分布。据我们所知，这种方法还没有用在物种多度的分析上。

10.3.3 拟合优度检验

未发现统计学上显著的模型拟合不足仅表明：研究人员采集的样本量不够大，或者没有采用强有力的拟合优度检验方法来检测。对一个被认为较好地拟合数据的模型应有证据支撑，即拟合不足是足够小的，在一些有明确意义的情况下可不考虑统计上的显著性。与此相似，基于 AIC 的模型比选在应用上应该有证据支持，即拟合不足是很小的（Burnham & Anderson 1998）。相反，发现模型拟合在统计上的不显著是确定模型未能捕获的数据是什么，以及这些信息是否反映了从模型中遗漏的某些过程的第一步，而这些过程决定着相对多度格局。在这种情况下，我们相信评估模型拟合度的图形方法是最有用的，因为它们可以表明模型与数据之

间的差异在哪里较大。当对与模型的随机元素（如产生于参数自举模拟）一致的差异进行比较时，这种图形评估可以更严格（Connolly et al. 2009）。如果应用不同的模型拟合，包括物种多度分布和排序多度分布，利用相关轴的多种转换，图形评估会更加有效（Pueyo et al. 2006；Etienne et al. 2007b）。

物种多度模型不仅可预测具有特定多度的物种数的期望值，还可以预测在相对多度模式下样点之间的变异。当有多个物种多度分布时，这种信息可用于拟合优度检验。该想法首先应用于来自同一群落的重复样本（Bersier & Sugihara 1997），但可扩展到来自不同位置的具有不同物种多度模型参数的样点上（Connolly et al. 2009）。对于包含物种多度的多个样本，关于样本间物种多度统计变异的预测可提供有关单个样本拟合所不能给出的额外信息。

10.3.4　模型比选

据我们所知，交叉检验是广泛应用的模型筛选技术，但还没有完全应用于物种多度分析。作为一种直观的模型比选方法，已得到了相关研究人员的广泛关注。然而，在物种多度分析方面，处理交叉检验的最好方法的优势并不明显。例如，如果简单地从一个数据集中随机地剔除一个物种，再对物种多度分布模型进行拟合时，假设以物种为取样单元。这种假设对拟合优度检验结果有重要的影响（Connolly et al. 2009），因此，我们应慎重对待在模型比选时以物种为取样单元的假设。另一种方法是从物种多度分布中采集子样本，或者从重复样点中采集子样本。例如，可以从数据集中随机抽取一半的数据点，对物种多度分布进行拟合，然后用拟合的模型与另一半数据点的分布进行检验。同样，在较大区域有多个随机分布的样点，物种在每个样点的分布应有相同参数，然后对一些样点拟合的模型可与其他样点的分布进行对比检验。

一般来说，对于如何选择生态模型的方法一直存在不少争议。因此，我们不推荐特定的统计量或方法，鼓励大家理解并适当考虑模型比选方法中的假设。例如，为了推导出 AIC，必须假设模型可替代真实分布，但 AIC 的应用过程中并未评估拟合优度。与此相似，当使用贝叶斯模型比选的统计量时，我们选择数学计算方便或者基于主观信念的先验分布，对先验分布影响结论的稳健性评估就很重要。最后，模型拟合的图形化分析可作为模型比选依据的有效补充，就像拟合优度检验一样。

10.3.5　结论

参数估计、拟合优度检验和模型比选是模型拟合的有效工具，它们帮助我们

从原始数据或者取自同类数据的新样本中得到尽可能好的拟合。然而，对于大多数生态学家而言，物种多度分析的目的并不只是描述相对变化，而是利用模型拟合的信息对驱动群落结构与动态的过程进行推断。严谨的统计技术有助于生态学家量化生态模型，并较好地描述自然格局。在推断那些产生自然格局的过程时，这些技术仅仅是辅助手段，并不能替代我们的思考。科学哲学家、史学家和社会学家逐渐意识到，科学的模型评价通常更多地依赖于拟合优度或者预测准确性。在实践中，科学家通常根据模型与现有理论的一致性，或者根据模型对多种格局或模式提供统一解释，而不是像以往一样分别解释（Kosso 1992）。

以中性模型的评估作为例子。中性理论可提供强大的解释力，即不仅可解释物种多度模式，还可解释物种-面积关系，以及化石记录中的分化和灭绝模式（Hubbell 2001）。此外，有生态位分化和物种间生活史权衡方面的经验性证据。也存在大量的理论，它们由将分布格局与物种共存联系起来的实验所支持。因此，中性模型将物种共存解释为瞬间现象，由种群动态的随机性所驱动，认为物种间的差异可以忽略，与大量有关物种共存的生态学理论相矛盾（Abrams 2001；Mazancourt 2001）。这可能解释了为什么中性理论中一些较有影响的检验对那些被中性理论疏漏的众所周知的生态学现状进行调查，调查这些现状如何驱动中性理论试图解释的格局，或者对中性模型真正可以同时解释多个模型的范围进行评估（Fargione et al. 2003），评估了中性模型同时解释多个模式的能力（Adler 2004）。这两类检验说明了模型评估的重要（即使是主观的）准则：潜在解释力，以及与已为证据所支持的理论的一致性。

贝叶斯方法提供了一种综合考量途径，它借助于参数的先验分布，或者依据机制上的合理性或解释能力赋予模型先验概率。然而，在评估模型时，可能永远没有办法客观地赋予不同信息不同的权重。因此，对最广泛意义上的科学群体而言，模型作为今后的研究框架和评估方式，将总是带有主观成分。我们相信，强有力的统计工具对模型拟合评估是很重要的，通过提供关于模型评估的重要客观信息，可以帮助实现理论和数据之间的有效衔接。

10.4 要点

1）对物种多度分布模型的拟合需要考虑 4 个方面的问题：模型预测、估计参数、检验拟合优度和模型比选。

2）因为采样会影响物种多度分布的形状，一般情况下，物种多度模型应包含采样随机性。

3）我们优先采用最大似然法进行参数估计，因为普遍使用的一些其他方法在统计学上是有问题的。当应用于未分组多度数据时最大似然度估计的效果最好，

除非模型预测必须由随机模拟产生。然而，目前还没有对不同参数估计方法的严格比较。

4）即使采用模型比选而不是经典零假设检验，严格地量化拟合优度也是物种多度分析的重要内容。对于传统拟合优度检验来说，参数自举是稳健且通用的备择方法，在传统检验方法的统计能力较低时尤其有用。图形化分析可帮助识别拟合不足的数据特征，是对严格的拟合优度检验的补充。

5）比较模型时，模型比选统计量基于不同的准则，这些准则反映了关于统计分析的本质与目的在哲学观点上的差异。应根据这些差异使用和解读它们。然而，统计量均涉及对手头数据的拟合质量和模型灵活性之间的权衡（例如，如何能很好地拟合数据中的噪声，使其像模型的一部分）。因此，相对于图形化评价和拟合优度检验等传统方法，模型比选统计量为比较不同模型在识别和捕捉数据格局上的能力提供了更加强有力的基础。

第 11 章

物种的出现和占居

Kevin J. Gaston, Fangliang He

11.1 引言

可以说，对于给定的样点（一种资源或一块生境斑块、一座小岛、一个地图单位等），物种的出现或缺失是生物多样性最基本的单位。这可以用一个简单的物种 x 样点（$r \times c$）矩阵来说明，代表不同样点（在 c 列）中各物种的“出现/缺失”（在 r 行），这一矩阵深深地印在绝大多数生物多样性学生的心中（Simberloff & Connor 1979；Bell 2003；Arita et al. 2008；Gaston et al. 2008a）。确实，一些从出现/缺失 $r \times c$ 矩阵中产生的最基本的模式已经引起了生态学家的兴趣，如物种-面积关系、嵌套和 β 多样性的梯度。

对 $r \times c$ 矩阵中的“出现”进行求和可以得到一个物种的占居水平，常用的表述是被占居样点的比例（p）（或物种“出现”在任一个样点的概率）。这在种间变化很大，至于为什么有些种分布广泛而另一些种分布很窄，这一直是生态学探讨的主要问题（如 Darwin 1859；Harper 1981；Rabinowitz 1981；Gaston 1994；Kunin & Gaston 1997）。一个物种实际的分布面积被称作“占居面积”（Gaston 1991；Gaston & Fuller 2009），这一概念对一些生态应用和分析十分重要，如评估人为胁迫所导致的物种灭绝的风险（Mace et al. 2008）。

物种的占居水平受出现数据的空间分辨率的强烈影响（如“样点”的大小）。这是因为占居水平其本身没有包含空间分布的其他重要性质，尤其是在小尺度上所占居位点在空间上的散布情况。平均来看，在小尺度上两个物种具有相同占有率，那么在更大尺度上，具有较为分散分布的物种具有更高的占居率（一个测度分布分散程度的指标是物种在地理上最远分布范围的面积，也就是该物种的“出现范围”；Gaston 1991；Gaston & Fuller 2009）。尽管观察物种占居水平（图 11.1；占居-面积关系）和空间分辨率之间的关系的解析公式是最近才发展出来的，但对占居模式的

空间分辨率的潜在意义的认识已有很长时间了（如 Erickson 1945; Rapoport 1982）。

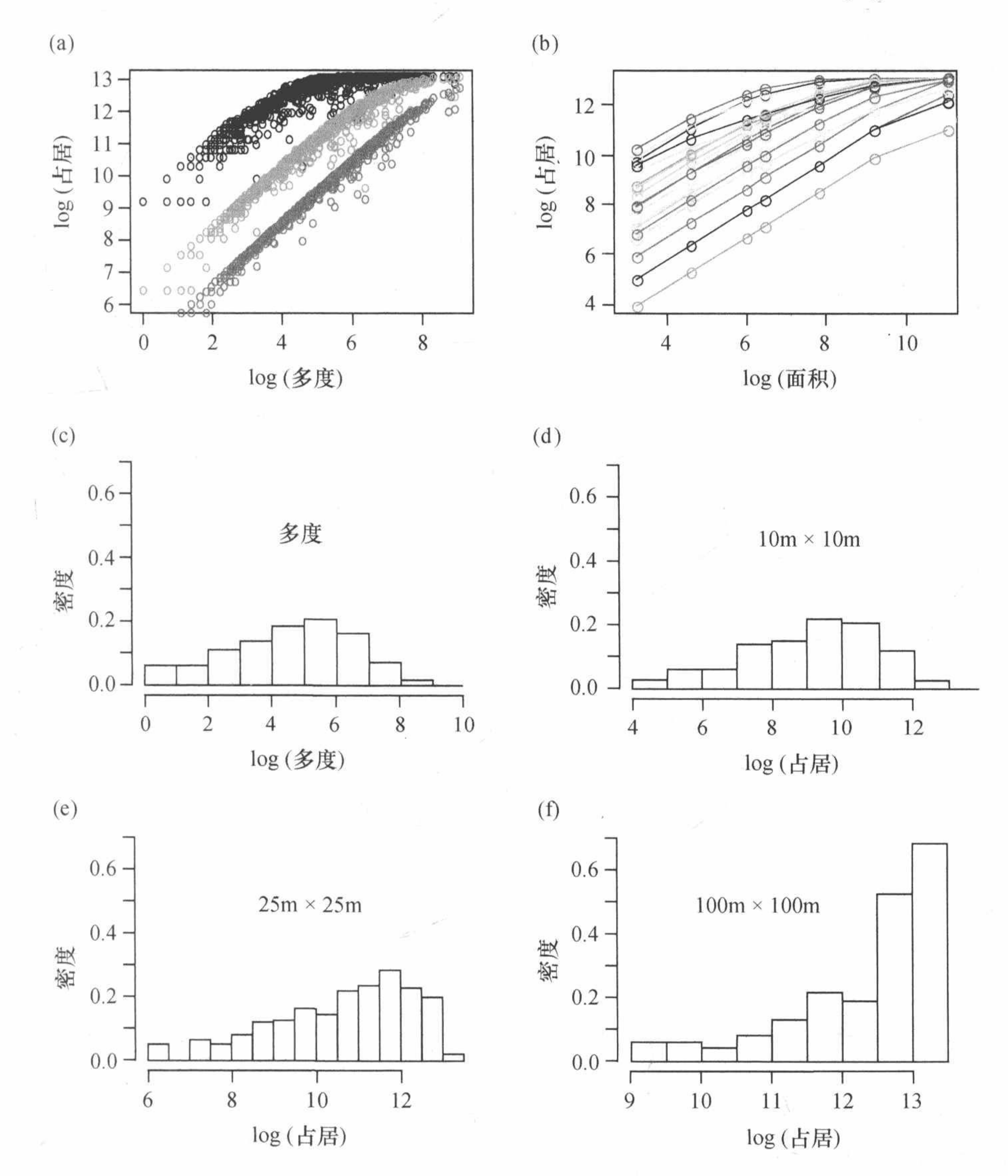


图 11.1　（a）马来西亚巴索（Pasoh）森林内 50hm²（1000m×500m）区域中 817 个树种的占居-多度曲线。最下面的曲线来自于大小为 a=10m×10m 单元格所算得的占居率，中间的曲线是 a=25m×25m 的单元格，最上面的曲线是 a=100m×100m 的单元格。（b）817 个树种中随机挑选 20 种的占居-面积曲线。（c）817 个种类的多度分布，可作为三种单元格尺寸的占居率分布的参考。

物种的占居仅仅是对其个体分布的粗糙刻画。在一系列样点上占居水平必然是所有样点上个体数总数的函数。一个个体只能占居一个样点（我们假设样点中的个体数不止一个），且对于单个样点来说，即使忽略所有可影响物种传播的因素

(如空气、水流、生活史、行为)，样点上共同占居的个体数也存在上限。现在大家都关注占居-多度关系的形式(图 11.1)，其动机是希望从较容易(和更经济地)获得的占居水平来估计物种多度(如 Nachman 1981，1984；Wilson & Room 1983；Kuno 1986；Ward et al. 1986)。尽管这些考量主要与农业害虫有关(且需要何时采取措施以应对这些害虫的指示)，但近来这些思考已被延伸至物种保护(需要了解种群大小；如 Tosh et al. 2004；Sara 2008；Figueiredo & Grelle 2009)。

相比之下，$r \times c$ 矩阵中物种占居水平的频率分布(也就是每行各列之和的分布)，即物种的占居分布(图 11.1)，也是历代生态学家所调查的重要研究(如 Willis 1922；Gleason 1929；McIntosh 1962；Williams 1964；Anderson 1977；Hengeveld 1990；Gaston & Blackburn 2000)。以往我们考虑为什么某些物种比其他物种分布更广泛，这种分布的形式有助于考虑更深入的问题，如为何通常那些数量高得不成比例的物种却分布窄，但有些情况下却不是如此(如 Hesse et al. 1937；Hanski 1982；Gaston & He 2002；McGeoch & Gaston 2002；Storch & Sizling 2002；Gaston 2003)。对于后者的回答变得日益重要，因为大尺度上物种占居方式已成为认识其他一些宏观生态学模式和过程的基础(Gaston 2003；Sizling et al. 2009)。

在本章中，我们将回顾对生物多样性研究关注的三种主要模式的最新认识，即占居与面积的关系、占居与多度的关系和占居分布，进而我们涉及有关物种出现和占居的生态学问题。根据这些分布格局的大量文献，为了表述清晰，自始至终我们在很大程度上都忽视了物种可检测性上的差异可能的影响，尽管这对占居水平和多度的估计有显著影响，在实际工作中对这些问题常常需要给予足够的重视(见第 3 章)。

11.2 研究现状

11.2.1 占居与面积的关系

长久以来我们都知道一个物种的个体在空间上的分布不是严格的随机分布或均匀分布。当然，这些个体在多空间尺度上是聚集的，聚集族又聚为更大的族。有许多方法可用于描述这类种内占居格局(如 Taylor 1984；Krebs 1999)。描述它们的一个重要途径就是用一个简单的模型将占居和面积 a 联系起来(这里称为占居-面积关系，但有些文献则称为面积-面积关系、p-面积关系，尺度-面积关系；Kunin 1998；He & Gaston 2000a；Sizling & Storch 2004)。我们假设这里的样点具有某些特征性的尺度或范围，通常由于物种的出现反映在地图中的等面积网格上，这些分辨率高的网格容易整合成分辨率低的网格(物种出现图)。尽管与标记自然环境的明显异质性和大多数物种居住的生境斑块群大小的复杂性有差异，但这在

数学上很便利。

一大类占居-面积关系具有以下一般形式：

$$p = 1 - \left(1 + \frac{ca^z}{k}\right)^{-k} \quad (11.1)$$

式中，a 是地图单元的面积，c 和 z 是正的参数，k 是区域的实数参数（$-\infty$，$-ca^z$）或（0，$+\infty$）（He & Condit 2007）。对于给定面积且 k 大于 0 时，当 k 增加时占居率增加（图 11.2）。对于给定面积且 k 小于 0 时，占居率随着 k 的降低而降低。这包含了许多较为熟悉的占居-面积关系（更多细节见 11.2.2），作为特例，例如：

（i）$k \to \pm\infty$ 且 $c=z=1$ 产生了泊松模型：$p=1-e^{-a}$ （11.2）

（ii）$c = z = 1$ 产生了负二项式模型：$p = 1 - \left(1 + \frac{a}{k}\right)^{-k}$ （11.3）

（iii）$k=-1$ 产生了指数模型：$p=ca^z$ （11.4）

（iv）$k = 1$ 产生了逻辑斯谛模型：$p = \frac{ca^z}{1 + ca^z}$ （11.5）

（v）$k=\pm\infty$产生了 Nachman 模型：$p=1-\mathrm{e}^{-ca^z}$ （11.6）

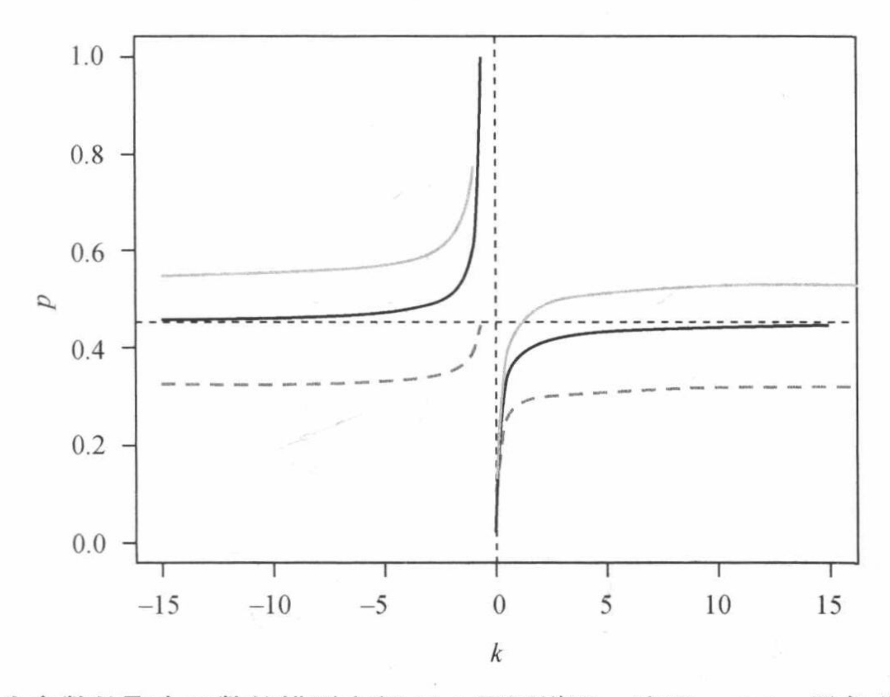


图 11.2 以 k 为参数的聚合函数的模型方程 11.1 图示说明，这里 a=0.6。黑色曲线为 $c=z=1$；灰色曲线为 $c=1$，$z=0.5$；虚线曲线为 $c=0.5$，$z=0.5$。垂直和水平的虚线是模型的范围。水平线的占居率为 p，$p=1-e^{-0.6}=0.4512$，即模型方程 11.2。

所有情况下，当分辨率较为粗糙时（如 a 增加）占居率均趋于饱和。这些模型的线性形式更具有解析分析的价值，其分别如下。①泊松模型：$\log(1-p)=-a$。②负二项式模型：$\log(1-p)=-k\log(1+a/k)$。③幂律模型：$\log(p)=\log(c)+z\log(a)$。④逻辑斯谛模型：$\log(p/1-p)=\log(c)+z\log(a)$。⑤Nachman 模型：$\log[-\log(1-p)]=\log(c)+z\log(a)$。值得注意的是，最后三个模型具有相似形式，

即函数 log（a）。对于给定的物种占居数据，可以使用简单的线性回归模型（除了负二项式模型，因为其要求非线性模型；He & Condit 2007）或最大似然法模型（He et al. 2002）进行拟合。

对种内占居-面积关系的不同模型的比较检验还十分有限，让这些模型适用于所有种类似乎是不可能的（He & Condit 2007）。然而，目前还没有这种内在优越性的证据，指数模型（$p=ca^z$）现已被广泛应用来检验占居与面积的关系。这是因为物种个体的嵌套聚集导致占居模式可由分形范式更好地解释（如 Lennon et al. 2007；Sizling & Storch 2007）。

无论是否严格遵守这一模式，这起码是个有用的方式，帮助我们思考生境的层次性或物种生态需要的层次性。一个区域可由气候分为大的环境分区，每个环境分区内再根据地形和基质进行定义，依此将大的生境细分，包含不同小生境亚斑块，等等（Storch et al. 2008；另参见 Kolasa et al. 1989）。

分形模型更为典型的描述是

$$p = p_0 l^{D-2} \tag{11.7}$$

式中，p_0 是常量，$l=\sqrt{a}$（即方形地图的一个单元边长），D 是计盒分形维数（Lennon et al. 2007）。在一个随机的分形中，一个更大的占居面积中的一个特定子面积被占居的概率是一个常量（即尺度独立），D 也因此是一常量（p_0 的期望值为 1，尽管经验拟合时常允许其变化；Lennon et al. 2007）。经验性研究表明，对于随机分形模型的拟合是可变的（如 Kunin 1998；Ulrich & Buszko 2003；Hartley et al. 2004；Sizling & Storch 2004；Lennon et al. 2007）。此外，常量 D 具有数学上有用的性质，但为何 D 在实际上是一个常量并没有必然的理由（Šizling & Storch 2007），D 常常随着空间尺度（l）的增加而减小（He & Condit 2007）。多种方法可用来放宽这一约束（如 Hui & McGeoch 2007b；Lennon et al. 2007；Storch et al. 2008）。广义分形学的方法看起来好像特别有前途（Šizling & Storch 2007；Storch et al. 2008）。这保留了分形的基本性质，但是通过在一个特定的重复过程中由嵌套较小的斑块来随机地替换原来的一组面积，不需要严格的自我相似性。其他与占居-面积关系有关的建模方法（常与生物多样性格局相关）也同样基于嵌套网格占居的简单规则（如 Harte et al. 2005；Conlisk et al. 2007）。

11.2.2 占居与多度的关系

前面描述的占居-面积关系的一般模型（方程 11.1）是一个从占居-多度关系推导出的一般模型的简单修正，它假定后者中的平均密度（μ）可由前者的面积（a）所代替（He & Condit 2007）。因此占居和多度关系的一般模型具有如下形式（He et al. 2002）：

$$p = 1 - \left(1 + \frac{c\mu^z}{k}\right)^{-k} \tag{11.8}$$

或

$$\mu = \frac{k}{c}\left[(1-p)^{-\frac{1}{k}} - 1\right]^{l/z} \tag{11.9}$$

方差与均值的关系，其本身在生态学中受到广泛关注（Gaston 2003），遵循如下公式：

$$\sigma^2 = c\mu^z\left(\frac{c\mu^z}{k}\right) \tag{11.10}$$

式中，σ^2 是多度随面积（空间）变化的方差（Holt et al. 2002a）。

在与前文（11.2.1 部分）相同的条件下，由这个一般模型推导出的占居-多度关系特例则更为大家熟悉和了解，这些特例中，许多早已成为标准的生态问题。泊松模型（$p=1-e^{-\mu}$）反映了个体在空间随机分布的情况，且被广泛用作占居-多度关系的零模型（Wright 1991）。

然而，正如我们所见，这种情况是很少出现的，这一零模型的实用性是非常值得怀疑的，除非物种特别稀少，它不适用于对实际数据的近似（Pielou 1977；Taylor et al. 1978；Greig-Smith 1983；Gaston 1994；Brown et al. 1995；Hinsley et al. 1996；Venier & Fahrig 1998）。对于这一结果的通常解释是有许多非生物的和生物的因素导致物种不大可能随机分布。然而，不应忘记的是，这一分布仅仅是大量可能性之一，且其本身极其不可能出现在一个简单的概率论基础上（Taylor 1961）。

负二项模型[$p=1-(1+\mu/k)^{-k}$]是最频繁用于描述物种出现的空间聚集格局的模型（He & Gaston 2000a）。然而，尽管已发现了大量因果偏差，但主要是基于多个随机过程的混合（如 Boswell & Patil 1970；Taylor 1984），其是否适宜作为物种空间分布的一般性描述存在较大争议。尽管负二项式提供了观测多度分布的合理拟合，但 k 的适当值依赖于密度均值（μ；Finch et al. 1975；Taylor et al. 1978，1979；Nachman 1981；Taylor 1984；Perry & Taylor 1985，1986；Shorrocks & Rosewell 1986；Hassell et al. 1987；Rosewell et al. 1990；Feng et al. 1993）。负二项模型具有方差与均值的关系式：$\sigma^2 = \mu + (\mu^2/k)$（Routledge & Swartz 1991；Perry & Woiwod 1992；Gaston & McArdle 1994）。

指数模型（$p=c\mu^z$）（Leitner & Rosenzweig 1997）依据（正）二项分布来描述物种的常规分布。它具有方差与均值关系的形式：$\sigma^2 = c\mu^z(1-c\mu^z)$，且 $c\mu^z<1$。指数型适用于物种很少聚集或常规分布，因此给定多度下所给出的占居水平比 Nachman 模型（下文）中的高。

逻辑斯谛模型[$p=c\mu^z/(1+c\mu^z)$]（Hanski & Gyllenberg 1997）描述了一个物种的个体出现符合几何分布的情况（He & Gaston 2000a）。偏离这一分布的程度可由 c 和 $z\neq1$ 表示。它的方差与均值的关系形式为 $\sigma^2=c\mu^z(1+c\mu^z)$，其方差比 Taylor 级数

模型（见下文）要大，说明逻辑斯谛模型较 Nachman 模型更适合于描述物种更聚集的分布模式。

Nachman 模型（$p = 1 - e^{-c\mu^z}$）(Nachman 1981，1984）被认为是采用 c 和 $z \neq 1$ 来表示偏离泊松分布程度对泊松分布模型的一个经验性归纳（He & Gaston 2000b)。Nachman 模型预测一个方差与均值的关系：$\sigma^2 = c\mu^z$。这是 Taylor（1961）的指数函数。它是使用最广泛的描述经验多度数据中种内均值与方差关系的模型，然而其是否普遍适用不断地受到挑战（Taylor 1984；Sawyer 1989；Routledge & Swartz 1991)。

与 11.2.1 部分介绍的占居-面积模型相似，用占居-多度模型拟合经验数据可借助于线性（或非线性）回归法或最大似然法（He et al. 2002; He & Condit 2007)。占居-多度关系的表达可基于种内数据或种间数据记录（Gaston et al. 2000)。应注意到后者的情况普遍，而前者的情况较少，占居-多度关系是用已占居样点的样点多度均值（μ'）而不是所有样点均值（μ）来表示。从生态学角度，需要排除人为导致的占居-多度呈正相关关系的可能性（较少样点中的出现事件倾向于产生较低的 μ，这仅是因为个体数被除以所有可能的样点数)。然而，为了探讨不同占居模式之间的关系并将其与文献中的模型联系起来，正如我们这里所进行的依据 μ 的解来表达占居-多度关系将更具有意义。

针对种内数据，占居-多度关系相当于绘制比空间单元仅由该种单个个体占居的分辨率更低的空间分辨率下的占居散点图。这可用来自不同时间点上同一组样点的数据得到（如 Gaston et al. 1998a，1999b；He & Gaston 2003；Freckleton et al. 2005；Borregaard & Rahbek 2006)，或根据物种地理分布不同区域上的不同样点组得到（如 Venier & Fahrig 1998；He & Gaston 2003)。在这两种情况下，尽管并不总是如此，正相关会频繁地被记录，且对广布种存在弱化的关系（这表示无论是对于统计学还是生态学，多度的显著变化都是必需的，导致占居的可检测变化)。无论如何，不同形式的占居-多度关系很少由种内数据所检测（仅见 He & Gaston 2003；Sileshi et al. 2006)。

如果两个种的种内占居-面积关系很相似，那么不可避免地产生正的种间占居-多度关系，这相当于依据局部比例尺规则，用给定的大空间分辨率绘制单一物种的占居随多度变化图。事实上，为了获得占居与多度间的正相关关系，种内占居-面积关系的相似程度无疑是很大的。在较大的空间尺度、环境（陆生的、淡水的和海生的）和较高的分类群上记录到这种正的种间关系并不令人意外，几乎总是使用来自相同时期内同一组样点上不同物种的数据点（图 11.3；如 Gaston et al. 1998b；He & Gaston 2003；Selmi & Boulinier 2004；Heino 2008；Leger & Forister 2009)。确实，一个数据集成元分析已表明通常物种间的多度方差的 1/3 可由物种占居的差异所解释（Blackburn et al. 2006)。尽管一般模型的拟合常常很好，但不同形式占居-

多度关系的拟合程度还很少被检验（Holt et al. 2002a；Gaston et al. 2006）。

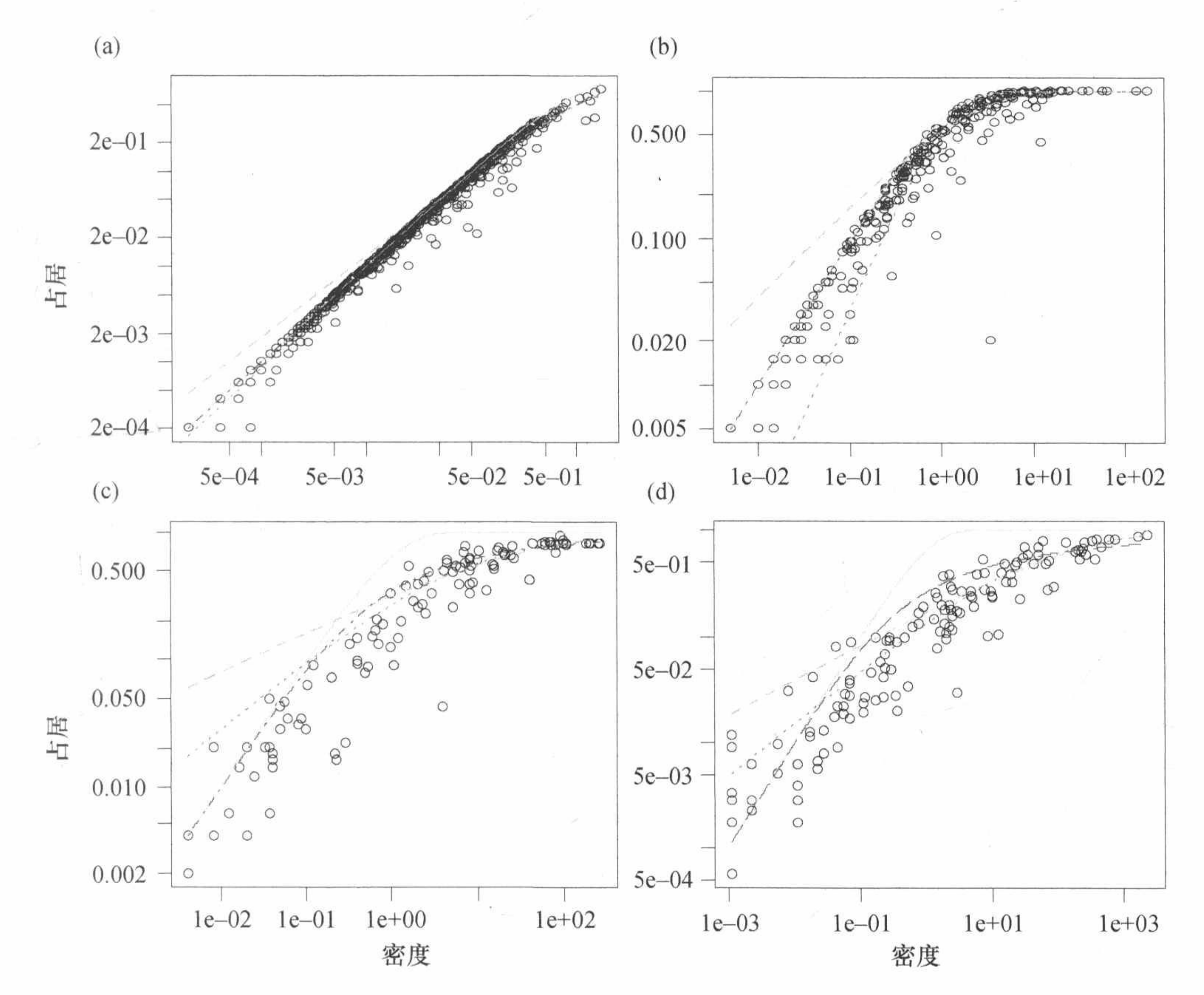


图 11.3　种间的占居与多度关系和适用于 4 个数据集的模型。（a）来自马来西亚巴索（Pasoh）森林中 50hm²（1000m×500m）区域的 817 个树种，单元格大小为 10m×10m［与图 11.1（d）的数据相同］；（b）来自巴拿马巴罗科罗拉多岛（Barro Colorado）上 50hm² 区域内的 301 个树种，单元格大小为 50m×50m；（c）来自英国赫特福德郡（Hertfordshire）的 109 种鸟类，单元格大小为 2km×2km（Smith et al. 1993）；（d）苏格兰东南部的 131 种鸟类，单元格大小为 2km×2km（Murray et al. 1998）。4 种模型为泊松（实线）、Nachman（虚线）、逻辑斯谛（点缀线）和负二项式（长划线）。经 AIC 判断，逻辑斯谛模型最适用于（a）和（d），负二项式最适用于（b）和（c）。

有关占居-多度关系的形成都是从空间角度来解释，即任何影响群落中物种个体的空间分布、聚集或分布随机性的因素都将会影响占居-多度关系（Holt 2002a）。这包括生态位宽度、生态位位置和生境选择（综述见 Gaston et al. 1997，2000；Goston 2003）。

尽管具体方法上的巨大变化限制了一般性结论的获得，但仍有许多经验性研究都力图检验这些机制性驱动因子的重要性（Hughes 2000；Cowley et al. 2001；Simkova et al. 2002；Heino 2005；Kolb et al. 2006）。有个似乎可信的不同观点认

为，占居-多度关系可能是由集合种群动态定居与灭绝的平衡所导致的，物种的占居（或其出现函数）可表达为如下的定居与灭绝的函数：

$$p = \frac{C}{C+E} \tag{11.11}$$

式中，C 和 E 分别是定居速率和灭绝速率（Hanski 1994，1997）。同时 C 和 E 也可为多度均值（μ）的函数，最常见的形式为 $C=a\mu^b$ 和 $E=e\mu^{-d}$，也就是说，随着个体数量的增加，定居增加，灭绝下降（Hanski 1994）。将这两个速率代入方程 11.11 可导出：

$$p = 1 - \left(1 + \frac{c\mu^z}{1}\right)^{-1} \tag{11.12}$$

式中，$c=a/e$ 且 $z=b+d$。方程 11.8 是方程 11.12 的一般形式，指出了集合种群动态与占居模式之间的联系。

另一更有趣的方法是将方程 11.8 与方程 11.11 视为相等，导出：

$$\frac{C}{E} = \left(1 + \frac{c\mu^z}{k}\right)^k - 1 \tag{11.13}$$

这一模型假定的是 k 表示的空间集聚与定居-灭绝过程的关系。考虑有一固定 μ 的集合种群，因此当 k 接近于 0 时（也就是种群非常聚集），方程 11.13 等于 0，也就是 $C/E=0$。如定居速率很低或物种很快灭绝，这意味着是由空间集聚导致。这一结果与观测值一致，即物种的集聚与其较低的定居能力有密切相关（Tilman et al. 1997a）。

11.2.3 物种占居分布

仅仅了解占居-面积关系形式对于我们理解相对频率的帮助是有限的，即在一定空间分辨率下，群落中的物种将获得不同水平的相对占居率。现已提出多个关于种间在占居范围上随面积的变化的假设，使得预测物种占居分布的形状成为可能（如 Hui & McGeoch 2007a，2007b；Sizling & Storch 2007；Storch et al. 2008）。虽然不是全部，但主要的注意力基本上集中于非常高的空间分辨率（也就是 a 很小），在这一分辨率上物种占居分布等同于物种多度分布（假设对于给定的空间单元，仅有单一的个体占居）。这是由于人们很希望由大尺度的物种占居数据来推断多度数据，因为占居数据很容易获得（尽管对于稀有种没有必要性），而多度数据的获得则更难且更贵（如 Kunin 1998；He & Gaston 2000a；Tosh et al. 2004；Sara 2008；Conlisk et al. 2009；Figueiredo & Grelle 2009）。尽管本书其他部分（第 10 章）会对物种多度分布进行详细阐述，但值得注意的是，由占居-面积关系产生的预测与经验多度数据的拟合较好（如 Storch 2008）。

物种占居分布随空间分辨率变化而变化，因此那些分辨率低的物种占居分布

与 SAD 在形状上有相当大的差别。对此可以简单说明，即假设：①物种多度分布服从对数正态分布：

$$f(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma x} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{\ln(x)-\mu}{\sigma}\right)^2} \tag{11.14}$$

式中，x 是多度而 μ 和 σ 是 log（x）的均值和方差；②占居-面积关系服从泊松分布。

$$\frac{y}{A} = 1 - e^{-ax/A} \tag{11.15}$$

式中，a 和 A 分别是空间分辨率和空间范围，y 是占居区域面积。我们的兴趣是找出 y 的分布和分辨率对分布的影响。通过 x 到 y 的随机变量转换方法，则很容易推导出 y 具有如下分布

$$h(y) = \frac{A}{a} f\left[-\frac{A}{a}\log\left(1-\frac{y}{A}\right)\right]\frac{1}{A-y} \tag{11.16}$$

注意，式中的 f（.）是方程 11.14 的对数正态分布。从图 11.4 可以看出当 a 很小时，物种占居分布（方程 11.16）近似等于物种多度分布。然而随着 a 的增加，物种占居分布曲线就向右移位了。当 a 进一步增加，即越来越多的物种分布在整个研究面积上饱和，使得占居分布向右边上移［图 11.4（b）（d）］。这一上移仅反映了空间分辨的影响，几乎不涉及生物学。请注意，如果其他占居-面积模型被用来代替泊松模型，那么物种占居分布（方程 11.16）将具有多个模式。

一般情况下，低占居率的物种数将随着空间分辨率的增加而增加，也会随着研究的空间范围和采样数量的增加而增加；相对而言，对于高占居率的物种则相反（McGeoch & Gaston 2002）。然而由于物种间的占居-面积关系的细节不同，因此情况可能远比这复杂。确实，尽管物种占居分布随空间分辨率的潜在变化已表明是来自于相对简单的占居-面积模型（Hui & McGeoch 2007a，2007b）和经验数据（Collins & Glenn 1997；Guo et al. 2000；van Rensburg et al. 2000；McGeoch & Gaston 2002），但是究竟在多大程度上大量观测到的物种占居关系可以单独基于这一基础得到解释，这依然是个问题。MaGeoch 和 Gaston（2002）发现，在不同空间的分辨率和范围上，采样记录的形式包括单峰分布，峰值可位于低、中或高的占居率上；双峰分布上有主峰，主峰也可位于低和高的占居水平；以及均匀分布或随机分布。在物种的整个地理范围的尺度上，物种占居分布总是趋于向右偏斜（Gaston 1996a，2003）。

空间分辨率对于物种占居分布形状的重要性可能反映在一些可作为解释的机制上，包括那些基于生境和环境异质性的解释（见 McGeoch & Gaston 2002）。可供选择的主要机制根植于定居/灭绝的动力学，这一动力学可形成多种物种占居分布。这些机制假设我们已经知道了样点上物种定居和灭绝的速率依赖于总体占居水平和局部多度的变化速率（Hanski 1982; Gotelli 1991; Warren & Gaston 1997）。

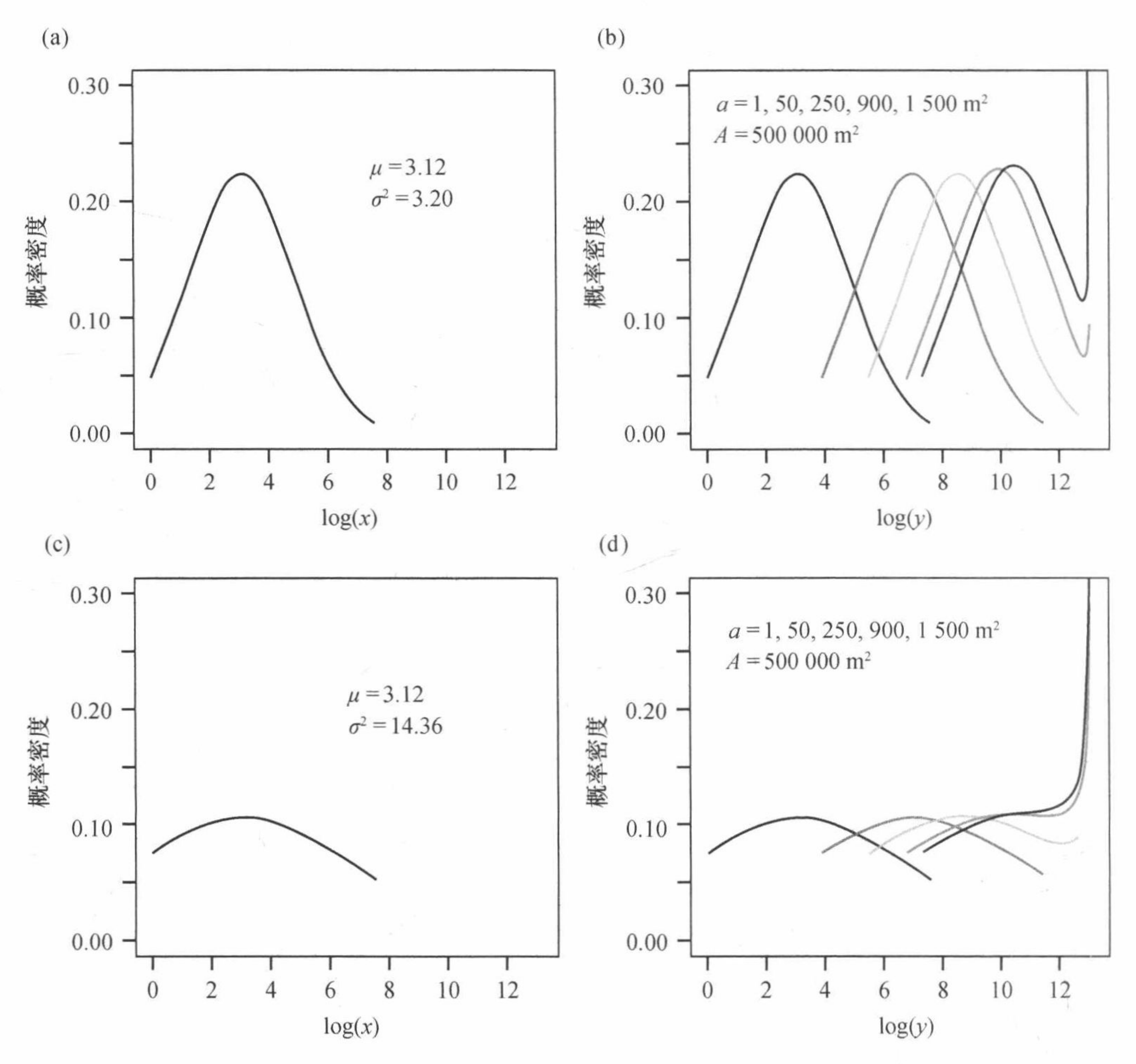


图 11.4 空间尺度对物种多度分布和物种占居分布之间关系的影响。所有分布均基于对数标尺标绘。左栏的两个图（a）和（c）是对数正态物种多度分布（模型方程 11.14）。第一组对数正态参数（μ=3.12，σ^2=3.20）是由巴拿马巴罗科罗拉多岛上 50hm^2 区域内的树种多度计算而得（这些树均≥10cm）。（c）和（d）中，方差被随意地设置为 14.36，来说明方差是如何影响占居分布的。右栏的两个图（b）和（d）是各物种的占居分布（模型方程 11.16）所对应的对数正态分布。两个案例均被设置为 50hm^2。密度曲线由左至右相当于单元格大小 a 分别为 1m^2、50m^2、250m^2、900m^2 和 1500m^2。

11.3 展望

近些年来，对于占居-面积关系、占居-多度关系和物种占居分布的形式、参数及意义的认识已明显加深，相关研究今后也会继续下去。有鉴于此，我们给出以下 4 方面的建议。

（1）由占居率预测多度

基于小范围研究区域上的物种空间占居来预测一个物种的多度已经取得了实质性的进展（如数公顷或少数样点；He & Gaston 2000a；Sileshi et al. 2006；Conlisk et al. 2009）。然而其实用价值是有限的，因为在这种尺度上直接估算物种多度相对更简单。更重要的是在数百或数千平方千米的尺度上由占居率来预测多度，这时直接估算需要非常多的资源投入，且有时几乎不可能。不幸的是，现有的方法就这一目标而言具有局限性，导致在这种尺度上的个体数估计不足且可能相差几个数量级。主要的挑战是怎样最好地发展更适用的方法。我们怀疑单独采用占居数据是否足以达到这一目的，我们认为可能还需要大尺度的占居数据和来自一个或多个小面积尺度的多度数据的结合。总的来说，这将为我们提供关于物种分布的多层面认知，也将为更大地理区域上的多度放大提供更有把握的基础。

（2）可检测性

如开始所述，本章为了描述便利，我们忽略了样点中物种可检测性的差异，特别是野外采样中被忽视的个体会经常导致对物种占居和多度水平的过低估计。目前已有改善多度和占居两个变量估计的精细方法（见第 3 章）。从根据占居来估计多度的视角来说，特别有趣的是基于占居的时间序列数据来对可检测性的概率进行建模（MacKenzie et al. 2002，2003；Royle et al. 2005）。在一些情况下相比原有的方法，这些方法强调，对现有和新的预测多度方法的评估可能需要对实际占居更好的估计值。

（3）时间动态

更普遍的是，本章内容合理地反映了生态学文献的情况，即大多数的生态文献主要是基于给定时间或一定周期中物种占居的估计来关注占居-面积关系、占居-多度关系和物种占居分布，且基本上都忽略了占居的时间动态（参见 Gaston & Lawton 1989；Webb et al. 2007；Heino 2008；Zuckerberg et al. 2009）。然而，特别是物种分布的迅速变化被认定为人类活动胁迫（包括气候变化）所导致，无疑需要一个关于这些模式更全面的认识。关于不同模式如何随时间变化和物种占居的改变如何影响观测模式，这两方面的改进均有重要的价值。

（4）机制

潜在的可能影响物种占居的许多因素中，物种多度和多度的空间分布是最为直接和明显的。其他因素通过影响这些变量来发挥作用。在假设这类可能的变量的数目，以及它们效应的间接性和尺度依赖性时，除非在高度受控的环境下，它们的影响通常很难检测（如微观世界；Gaston & Warren 1997；Warren & Gaston 1997；Holt et al. 2002b，2004a）。这可能在很大程度上解释了围绕生态位宽度、生态位的位置和传播能力对占居水平的可能影响上的巨大争议。因此我们并不期望可确定决定占居模式的单一清晰机制。

11.4 要点

1）占居率是区域物种分布的基本测量。它是多度和空间分布的函数。一个局部丰富的种类通常具有很高的全局占居率，反之亦然。此外，空间集聚会降低占居率。这两种普遍的定性模式可由占居-多度关系和占居-面积关系所描述。尽管这些关系涉及许多潜在的机制，但定居/灭绝动态在确定物种占居时起决定性作用。

2）占居率是尺度依赖的。尺度不仅指物种定位的空间分辨率，也包括了所研究的物种的空间范围。由于尺度效应，占居的测量和定量化变得十分复杂。两个或更多物种占居的比较是不相干的，除非空间尺度是一致的。理想情况下，应使用占居-面积曲线，该曲线描述了整个空间分辨范围内的占居变化。

3）占居-多度关系的最重要应用就是依据占居来估算物种多度。现有的方法在较小的空间范围内已取得了一定程度的成功。在区域尺度，多度估算的有效性还有待检验，有可能会在很大程度上过低估计区域多度。如果能够找到根据区域上的“出现”数据来估算多度的方法，将是一个重要突破。

4）占居是组成一些宏观生态学格局的基本单位，包括物种-面积曲线和 β 多样性梯度。假设 p_i（a）是物种 i 在大小为 a 的样点上占居的概率，那么物种-面积曲线就是所有物种的概率之和。β 多样性也同样可以用占居的条件概率来表达，即给定一个物种出现在一定面积中，在相距 d 的另一个面积中出现相同物种的概率是多少。

致谢

K. J. Gaston 的工作由英国皇家学会和 Leverhulme 信托基金资助，F. He 的工作由 NSERC（加拿大）资助。

第 12 章

测量生物多样性的空间结构

Brian J. McGill

12.1 引言

Tobler（1970）提出了地理学上的第一定律："每件事物都与其他事物相关联，但相近的事物较相远的事物更相关"。换句话说，Tobler 定律的后半部分就是"距离远的事物联系较少"或"所有事物都随着空间而变化"。生物多样性当然也服从这一定律。众所周知，多样性随纬度变化，热带地区具有最高的多样性（Rosenzweig 1992；Kreft & Jetz 2007），但生物多样性的变化发生在所有空间尺度上（Lennon et al. 2001；Rahbek & Graves 2001）。单个物种的多度也随空间变化而变化（Brown et al. 1995），即使一个物种存在与否也是随着空间变化的（第 11 章）。当然这不足为奇，因为背后的环境变量，如海拔、温度和土壤特性都随空间而变化。这种生物多样性随空间的变化如何量化和理解呢？

长期以来，一个主要方法就是列出一个地理单元上所有物种的清单，如一个公园、县/郡、州/省或国家。但是这个方法对于空间结构的表达不是特别好。最近，空间上高强度的生物学调查在数量上明显增加，特别是各国政府开展的有关鸟类和树木的调查。随着 GIS 技术的出现，在色彩丰富的地图上描绘这些数据成为可能（Kreft & Jetz 2007）。这允许我们直接用眼睛来检查格局。本书关注生物多样性的量化，这要求我们不仅仅是使用地图，最近几十年空间统计学有暴发性的发展（Cressie 1992；Fortin & Dale 2005）。尽管空间统计学的主要发展是应用于采矿业（空间上矿石浓度的测量），但这种方法可应用于更广阔的领域，包括社会学和流行病学。空间统计学应用于测量生物多样性和生物体多度具有很长的历史，接下来将对其进行总结。

空间统计学已经取得了多方面的发展，让我们先从空间统计学开始。无论面向统计学家（Cressie 1992）还是生态学家（Perry et al. 2002；Fortin & Dale 2005），

空间统计学的书籍中都可列出数十种不同的方法。已有一些研究试图发现这些方法之间的联系（如 Dale et al. 2002），但其很少强调这些方法之间的内在关联以便于初学者的学习。在本章我会将计算细节留给软件，而着重不同方法在概念上的统一性和对结果的解释。为了引出大量的空间统计学方法，我将列出三个重要的探讨主轴：空间结构的类型、格局与关联，以及数据类型。

12.1.1 关注什么样的空间结构？

当前的空间统计学都集中围绕如下模型：

$$z(s) = \mu(s) + \eta(s) + \varepsilon \tag{12.1}$$

式中，$z(s)$是感兴趣的变量（如生物多样性、物种多度），$\mu(s)$是空间位置 s 区域内 z 的均值；ε 为干扰值或测量误差，它不依赖于空间位置，在空间上相互独立，$\eta(s)$ 是均值的变异，即意味着空间结构（也就是与空间相关联）。通常认为 μ 是一阶效应，因为看上去它在特定时间和特定空间上仅有一个点；而 η 是二阶效应，因为其定义上在特定空间中同时依赖于两个点。我将这一定义延伸并提出 ε 为零阶效应，因为其根本不依赖于空间。图 12.1 探讨了 z 随空间的变化，就像是零阶效应、一阶效应和二阶效应的不同组合。方便且并非巧合，这样的数学表达结构与两个最常见的生物多样性空间结构的问题很好地相对应。

问题 1　一阶效应：是否具有空间变化？

最基本也是最有用的问题就是我们所感兴趣的变量是否随空间变化而发生系统性变化。例如，是否有一个区域，其多样性或目标物种的多度特别高或特别低？从基础研究的角度来看这是个有趣的问题，因为它将问题上升到“为什么”。是什么控制着多样性和多度是生态学中极为基础性的问题，探讨空间变化是研究这一问题的最简单途径之一。从管理的角度来说，识别多度高或多样性高的区域可直接地引导管理决策，如在生物多样性热点地区建立保护区（Prendergast et al. 1993; Reid 1998），或将道路或建筑对濒危物种高多度地区的影响降到最小。在统计学意义上，这些问题都对应一个关于一阶效应过程的问题：生态过程强度（变量测量值的均值，如生物多样性）随空间的变化。

问题 2　二阶效应：相距较远的点是否也会有影响？

想象一下，我们已经测量了样点 A 的生物多样性。我们是否可以单独地解释样点 A 的生物多样性水平为 A 的外源性变量（温度、土壤等）的函数？或者 A 的生物多样性是整个景观上生物多样性的函数的一级函数？如果附近的点 B 有非

图 12.1　空间模型的各阶效应。(a) 无效应。测量变量（可能是物种的多度，可能是物种多样性，也可能是土壤湿度）是完全不变的。(b) 仅有零阶（测量误差、固有的可变性或干扰）效应。变量是平均的常数但也具有可变性。可变性是完全独立的，即使是相邻的点也是独立的。(c) 一阶效应。变量的均值随着空间变化发生系统的变化。这一简单的线性趋势被模型化，但是如果均值追踪潜在的变量，如土壤深度，那么即使只有一阶效应，系统也会看起来崎岖不平且呈不规则状。(d) 零阶效应和一阶效应的组合。这里的可变性是由于零阶效应与一阶效应相叠加，使整个组合趋向于 (c) 中的均值。(e) 仅有二阶效应。均值是不随着空间而变化的，且没有模拟测量误差，但是有自相关的可变性。当一个点高于均值时，则邻近的点更有可能（尽管不能确保）也高于均值。这也产生了数个点之间传播的连贯特征，如后方角落处的顶点或前方角落处的最低点。(f) 二阶效应 (e) 叠加在一阶效应 (c) 之上。

常高的生物多样性，那么可能会产生外溢效应（B 充当源，A 为汇，外源样点 B 增加了样点 A 的生物多样性，使其超出了其本身的环境支撑能力）。如果 B 有外溢效应，那么两倍距离的 C 点是否也同样对 A 有外溢效应？究竟距离 A 点多远依然会有外溢效应？同样，在 A 点的一定多度的单个物种，是否这一多度仅仅是 A 点的特性函数，或 B 点的多度对它也有影响？这些问题都是关于距离的相互作用。用专业术语来说，这些都是关于空间统计学中的二阶效应的问题。当距离的相互作用是正的时，它们倾向于产生集聚 [图 12.3 (b)]，当相互作用为负时则会

产生规律性的分布［图 12.3（c）］。在某些尺度上交互作用可能是正的，而其他尺度上交互作用则可能为负的［图 12.3（e）和（f）］。

12.1.2 记录的变量数：格局或关联

要确定采用哪种空间统计学技术，我们需要知道究竟研究的是一阶效应还是二阶效应。我们同样也需要知道究竟我们是探讨单个目标变量的格局（如种类丰富度或目标物种的多度）还是记录多个变量（如其他物种或环境变量），并试图发现变量间的联系。探讨多个变量间的联系能让我们知晓变量的成因或推断变量的预测模型。因此，我们可以构建环境变量增加物种丰富度的空间统计模型，或者可以建立濒危物种高多度与生境因素相关的预测模型。这类关联分析在传统上是在非空间情况下进行的，空间上测量值的变化被处理为重复观测，采用如回归分析等常用方法来分析格局。无论如何，人们现在已越来越多地意识到空间上的重复是统计学上的挑战和机遇。这些将在 12.2.3 部分进行讨论。

12.1.3 数据类型

12.1.1 部分和 12.1.2 部分给出了建立地理空间统计学的概念主轴，然而这也有一个实际的考虑。收集什么样的数据？生物多样性随着空间变化的数据有许多形式（图 12.2，表 12.1）。在统计学的其他领域，即使是针对相似的问题，数据结构不同，要求的方法也不同。最重要的一个问题就是数据空间结构的特性，且可被描述为如下分叉式检索表。

1）记录的样点受控于自然事件→**单个点-过程数据**。例如，森林中树干、鸟巢或雷击的位置［图 12.2（a）］。

2）研究人员在拟定采样方案时选取的样点。

i 样点在空间上规律性分散→**样方数据**。例如，排成一条直线（断面）的样方和沿着一个矩形区域的样方。除了数据的规则性之外，还假定尽可能多覆盖一些区域（直线或矩形区域）［图 12.2（b）］。

ii 样点规律性分散，沿空间随机分布→**地理空间数据**。例如，离散分布于一个大区域的样方中目标物种的多度计数，或区域内不规律间隔的样方中的土壤湿度。样点可能是简单的随机分布（方案中使用了随机化），或可能仅仅是不规则的，实际样点部分取决于道路和山径等的可到达性［图 12.2（c）］。

要注意的是，从顶点（a，单个点-过程）到最底部（b-ii，地理空间数据）有一个梯度。随着下移，总信息量减少，但易获得的数据增加。数据类型 a 可被转化为数据类型 b-i，数据类型 b-i 又可被转化为数据类型 b-ii，但其他方向就不行了。

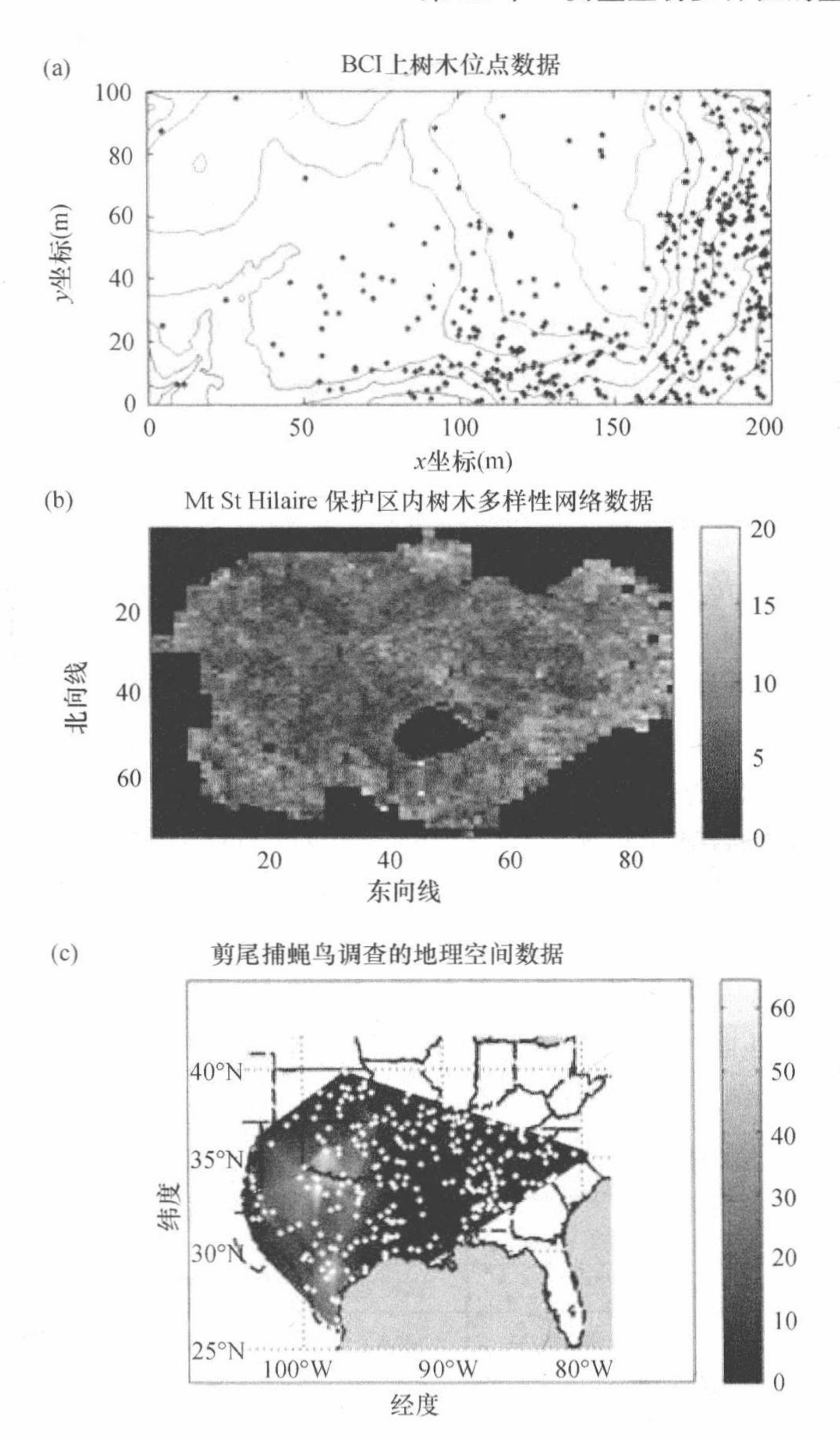
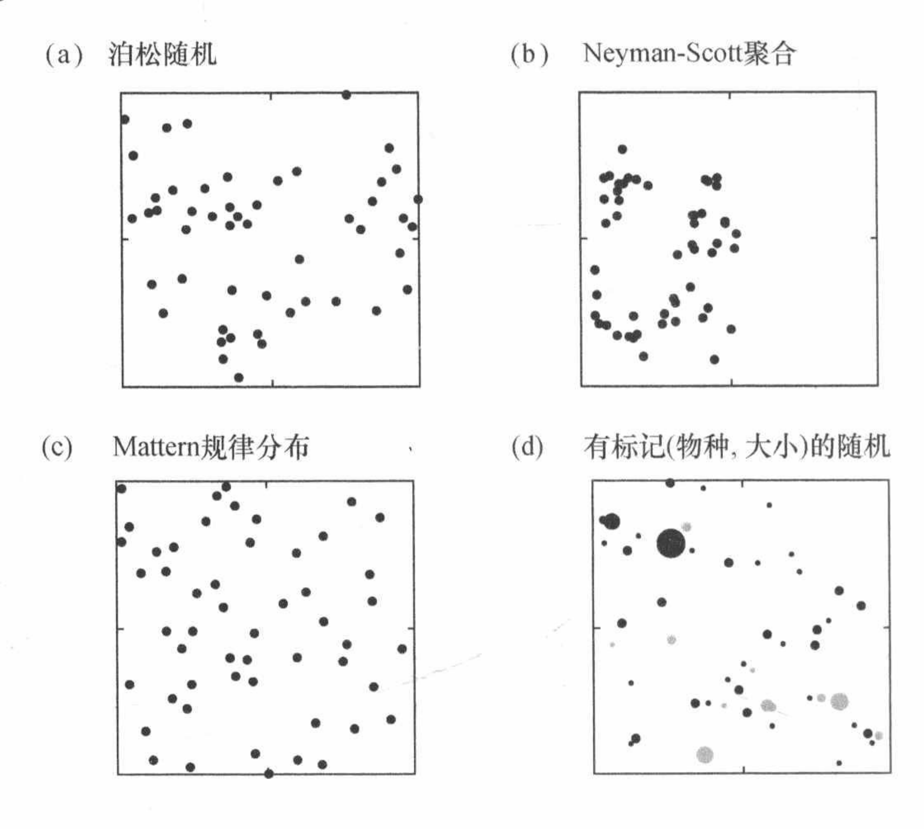


图 12.2　不同类型的空间数据。（a）巴罗科罗拉多岛（Barro Colorado Island，BCI）上热带树木研究的点数据。此图展示了宽柄利堪蔷薇木（*Licania platypus*）的个体（胸径至少为 1cm）分布。同样标出了海拔轮廓，展示了植物倾向分布于斜坡（Condit et al. 2000；Harms et al. 2001）。（b）这一点图展示了 Mt St Hilaire 自然保护区中树木物种丰富度的变化。数据来源于对 50m×50m 网格区域内的定期调查。（c）这一点图展示的是一种鸟类（剪尾捕蝇鸟）的多度随空间（注意最高的多度出现在得克萨斯州和俄克拉何马州，但其范围延伸至卡罗来纳州东部）的变化。白点表示的是鸟类调查的线路，这些路径在空间上是不规则的。数据来源于北美繁殖鸟类调查（North American Breeding Bird Survey）（Robbins et al. 1986；Patuxent Wildlife Research Center 2001）。

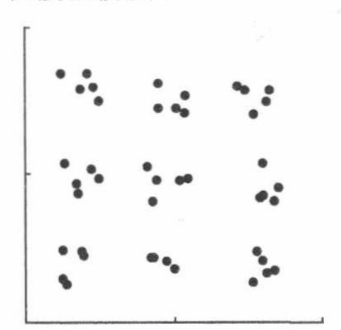
表 12.1　空间数据的主要类别

空间抽样设计		二进制变量（存在/不存在）	连续参数（数量/多度）
采样控制	空间上的规律性	存在/不存在样方	样方
	空间上的随机性	存在/不存在地理空间	地理空间
生物控制		点-过程	标记的点-过程

尽管这不会影响分析的类型，但许多读者也会了解到，数据测量的空间尺度会对结果的建立和所提出的问题类型有深远的影响。数据尺度的描述通常有两个术语。粒度是单个测量的尺度。因此如果单个测量 1m×1m 的样方（草地研究中很常见），那么粒度就是 1m（或 $1m^2$，取决于所用的测量值为直线型的还是面积）。范围基本上就是相距最远部分的测量值之间的距离。其范围可由几米到上千公里。采样单元的数量 N 是一个调查的另一关键属性。如果粒度和范围是以面积单位测量的，那么可以将这三个因素结合起来描述研究的覆盖范围（覆盖范围=N×粒度/范围，给出实际测量区域的百分比）。在点-过程和样方数据（上文的类型 a 和 b-i）中，常常假设覆盖率是 100%，但由于可用的资源有限，通常采用地理空间调查方法。数据分析在很大程度上也是尺度依赖的[在图 12.3（e）和图 12.3（f）中涉及的尺度，稍后举例说明]。不存在最佳的目的粒度和范围。目标就是尺度的选择应与问题相匹配。因此，如果研究的是鸟类的传播，那么粒度与传播距离相比要小，而范围则需很大程度上与传播距离相关。如果研究的是树木的死亡率，这是相当稀有的事件，那么总的区域覆盖（N×粒度）应该很高，研究的范围应与问题相匹配（例如，断言一个物种分布的地理范围或一个特殊公园内的死亡率）。



(e) 尺度依赖效应



(f) 尺度依赖效应

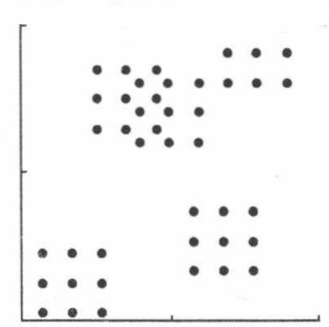


图 12.3　不同类型的二阶（点交互作用）过程引发不同的空间模式。（a）泊松随机过程。（b）Neyman-Scott 过程模拟的一个聚合的例子（点之间吸引）。（c）Mattern 硬核过程模拟的规律或过度扩散（点之间排斥）的例子。（d）泊松随机样点的过程，重点由两个特征表示：大小（如树木直径）和黑/灰（如物种）。（e）尺度依赖效应的例子：小尺度上随机，大尺度上聚合，在非常大的尺度上过度分散。（f）尺度依赖效应的另一个例子，小尺度上规律地出现而大尺度上随机出现。

概括起来，有一个 2×2×3 网格的组合：①两种类型的问题（12.1.1 部分）；②记录变量的数量的两种选择（12.1.2 部分）；③三种数据类型（12.1.3 部分）——以上三点决定应该使用哪种类型的空间统计工具（表 12.2）。若有一组空间数据，但又不知该使用哪种类型的分析，则可从这一 2×2×3 的网格所对应的数据和问题开始。

表 12.2　基于空间数据类型的常用空间统计方法（包括研究问题和测量变量的数目）

		点位置	样方计数	地理空间
单个变量	什么是强度（插值和平滑）	网格，核平滑	局部平滑 趋势面克里金法	局部平滑（包含插值） 趋势面克里金法
	距离的影响是什么？是否聚集？	Ripley 指数 *K*	Moran 指数 *I* Mantel 检验	协方差图法 谱 Mantel 检验
两个变量（关联的/独立的）	什么控制强度	强度回归	空间回归	空间回归
	由距离引发的相互作用	交叉检验 *K*	Mantel 检验	交叉变差函数 Mantel 检验

12.2　研究现状

尽管表面上有 12 个单元格的复杂性和所隐含的 12 种地理统计类型，但仅有三种基本方法：我们必须决定究竟着眼于一阶效应、二阶效应，还是两个变量的关联性。尽管确切方法的细节会随着数据类型变化，但这里可以应用单一的概念方法。

12.2.1 估算强度（一阶效应）

空间分析的最主要目标（问题 1）就是简单地绘制一个具有空间变化的强度的地图。这里的强度是我们感兴趣的变量，如物种丰富度或目标物种的多度。这将允许我们探讨究竟是什么因素导致了高或低的强度，并在有利的区域（如目标生物高强度地区）做出相应的管理决策。创建这一地图面临两个问题。首先，如果覆盖率小于 100%（即所采样区域是所研究区域的一部分，特别是地理空间数据的情况），那么为了对未采样区域进行预测，则需要进行内插。其次，无论覆盖率是否达到 100%，目标之一是消除零阶噪声和发现真正的信号。当我们发现因调查当天该样点似乎恰好有很高的密度，而自那时起从未有过异常高的多度时，我们会讨厌去寻找关键资源（如额外的食物）。去除噪声的这一过程称为平滑化。进行平滑化和插值（有需要的话）会用到另一个技术。下面我们讨论可能会用到的四大类方法。

（1）局部表面（平滑化）

许多方法都可被归为平滑化的方法［图 12.4（b）］。对于所需预测的任意点，预测值是观测点附近所有值的加权平均值。如果预测是在观测点做出的，那么就仅涉及平滑化，如果预测点上没有观测值，就需要插值。通常，较近的点赋予较大的权重 w_i。这可表达为

$$z_p = \frac{\sum_{i \in S} w_i \, z_i}{\sum_{i \in S} w_i}$$

在点 p 上的预测值 z 是所有观测值中一个子集 S 的观测值 z_i 的加权平均值。最简单的情况就是最邻近的插值，即当 i 是离点 p 最近的点时 w_i=1，否则 w_i=0。移动平均数是应用于网格化数据的另一种技术，此时位于围绕目标单元格 p 的距离为 h 的单元 w_i=1。一个类似的应用于地理空间数据的方法是移动窗口，这里围绕每点画一个边长为 h 的方框，落在框内则 w_i=1，否则 w_i 为 0。相似的方法也可用于随着点与点之间距离渐远而下调权重。指数平滑化是常用的选择，$w_i=\exp(-hd_{ip})$，d_{ip} 是 i 和 p 之间的距离。最流行且可能是最好的方法被称为核平滑化（kernel smoothing），这里点的权值是依据集中围绕点 p 的对称概率分布 k（d，h）所得，且 $w_i=k[\|p-i\|/h]$。二维的高斯钟形曲线是 k 的常用选择，故 $w_i=\exp(-d_{ip}^2/h^2)$ 为四次式的核心；当 $d<h$ 时 $w_i=3(1-d^2/h^2)^2/\pi$，且如果 $d>h$ 则 w_i=0。在四次式的情况下，任何远于带宽 h 的点都没有影响，然而在高斯钟形曲线中它会有渐增的小影响。值得注意的是，在所有这些情况下，指定平滑参数 h 要求：h 是距离的指标，h 内其效应是很重要的。随着 h 的增加平滑增加。当在 h 很大时将产生一完全平的表面［图 12.1（a）］。

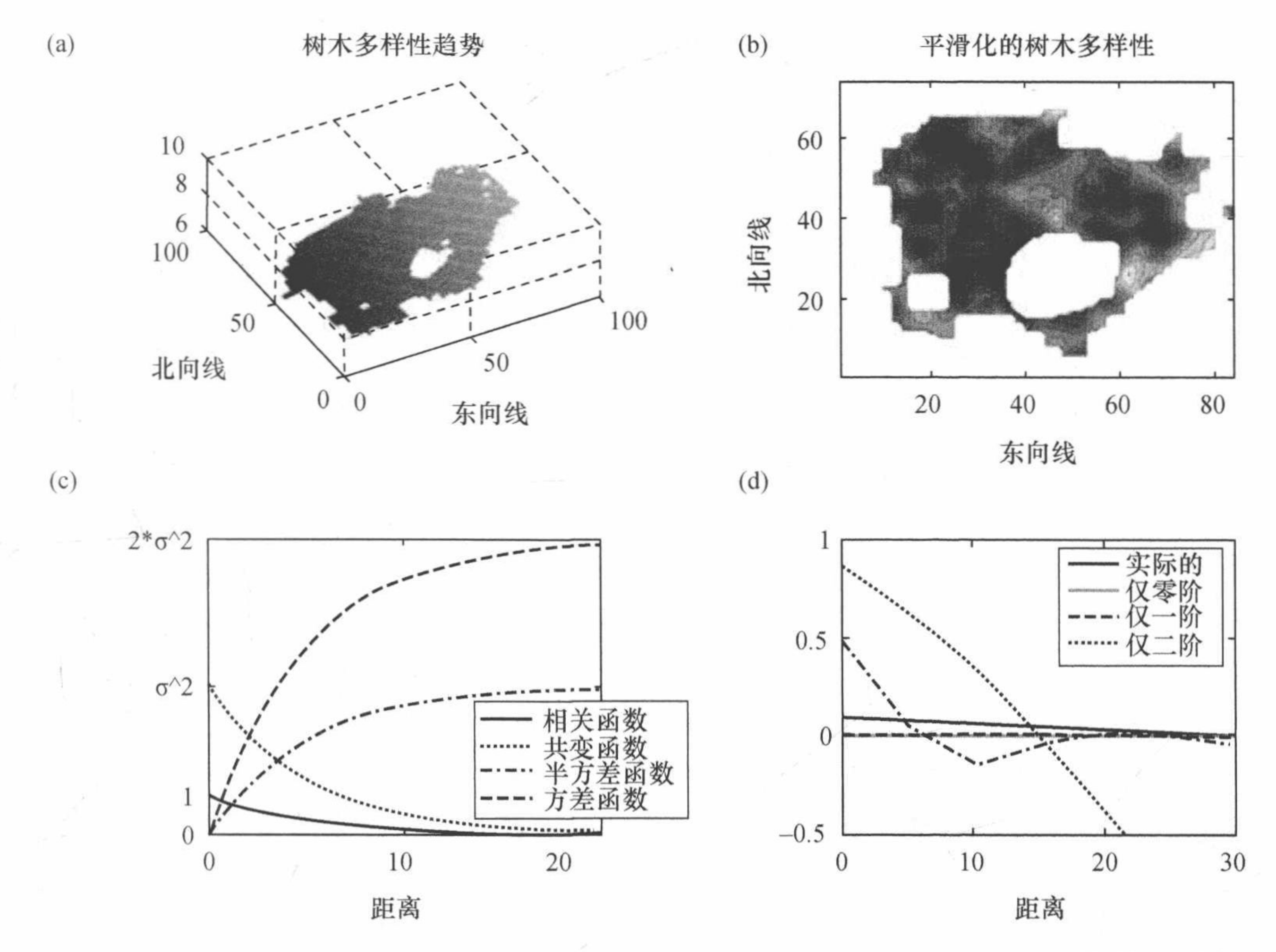


图 12.4　正文中所讨论的数据分析的结果。（a）用于拟合图 12.2（b）中数据的趋势面（全局表面）。通常，多样性自西往东的增加与活跃的人类活动向保护区过渡相匹配。（b）相同的数据经核平滑化（高斯核法），并绘制着色的等高线图。出现了相当大的变化，并在湖泊（图形中间较大的空白区域）北部和东部的边缘达到峰值。（c）4 种“函数”应用于理论数据集以展示所出现的重调整。（d）展示理论数据（图 12.1 中）的零阶效应、一阶效应和二阶效应，以及图 12.2（b）中实际数据的相关函数图。需注意的是，零阶效应显示与所有距离均无相关关系，即无任何空间交互。出于趋势面的原因，一阶效应在短距离内展示了非常高的相关关系，并与长距离上展示出明显的负相关。二阶效应从邻近点之间相当高的相关关系开始，之后随着距离的增加，相关关系变为最小负值，并于长距离时逐渐变为零相关关系，表明无交互作用。因此这种分析清晰地指示了尺度的交互作用。实际数据在短距离上展示了较低的正相关关系，并于较长距离上逐渐归于零相关。

（2）全局表面（趋势面）

与局部特征的平滑化方法相对比，全局趋势面是整体的预测，它可由相对少的几个参数所概括。一个趋势面可表述为

$$z_p = f[x(p), y(p)|\theta]$$

式中，$x(p)$和 $y(p)$给出了点的 x 和 y 坐标（也许是经纬度），θ 为一组参数［图 12.4（a）］。函数 f 可从简单变化到相当复杂。最简单的趋势面为线性模型，即 f 为一平面（也就是 $z_p=\beta_1^* x+\beta_2^* y+c$）。常采用最小二乘法拟合，其基本上仅有两个独立的坐

标变量回归。下一步就是使用多项式。二次多项式为 $z_p= ax +bx^2+cy +dy^2+exy+f$，它形成了三维抛物线，如仅表示单峰的曲面。较常用的是三次或四次多项式。需要估计的系数个数随着阶数快速增长［线性的=3，二次的=6，三次的=10，且通常阶数为 p 的多项式有（p+1）（p+2）/2 个系数］。这里必须谨慎。拟合 4 次（p=4）多项式时，20 个数据点仅有 5（20−15）个自由度，这时自由度太低，拟合结果会不可靠。可采用比多项式复杂的一些函数。例如，如果模拟的表面是周期性变化的，正弦或余弦函数可能会更合适。

（3）克里金法

前两种方法（局部和整体表面）仅可用于处理一阶效应。然而二阶效应也同样会影响预测值 z_p。当距离很大时，二阶效应会衰减至零，而基于一阶效应的趋势面法是无偏的（也就是平均值为精确的）。然而在小尺度上二阶效应会显著影响预测值。要知道我们感兴趣的变量（如多度）在 p 点是异常高的，这就意味着通常邻近 p 点的其他点该变量也是异常高的。一阶过程在某种程度上考虑这个问题（宽度小的 h 和高度灵活的整体表面都受到局部条件的强烈影响）。然而二阶效应是一个包含了这一信息的更精确的方法，允许我们对相互作用的特性和距离进行推断。这种做法被称作克里金法。克里金法具有统计学上令人满意的性质，即最小方差估计。克里金法通过结合数据的一阶和二阶性质来产生更精确的强度预测。关于克里金法更多的讨论将在 12.2.2 部分进行，那里会细致地描述二阶效应。

（4）“毫不保留”法

这种方法是不进行平滑也不插值的，仅仅是简单地报告所出现的数据。Press 及其同事于 2007 年为此方法而争论。人类天性上很自然地偏向于插值法，对平滑化的倾向一般，但也能合理地检测和剔除异常值。

在比较这些方法时，以下三点是值得注意的。首先，全局趋势面法是对整个研究区域内所有点进行预测的有效方法。平滑化法和克里金法仅仅是对指定点的集合（$p \in P$）做出预测。这一集合可以是研究区域的目标点的集合（管理决策中涉及的区域），或者仅仅是感兴趣区域中分辨率很高的有规律隔开的点集。一旦有了趋势面或预测点的网格，则有很多种方法来标绘数据。三维曲面图［12.4（a）］法是最常见的用于趋势面的方法。等值线图法可能是最常见的标绘平滑数据的方法。不论哪种情况都可以用不同的色彩度（或灰度）来覆盖。

其次，在对强度曲面进行预测的 4 种方法中，第四种是唯一可直接用于点-过程数据的。由点-过程数据（如树干的密度）来估计强度曲面的空间变化，有两种可供使用的选择。第一种是在数据上覆盖一个网格，然后计数每个网格中的点数量，从而将 i 型数据转换为 ii-a 型。这样，4 种方法中的任意一种均可使用。这会导致信息量的损失，但当空间中的点相当稠密时效果最佳。第二种方法为采用局部曲面法修正，这时不是使用 z，即观测点密度，而是使用计数点（使用 n_i 代

替 z_i）并根据面积调整权值，使得$n_p = \sum_{i=1}^{n} \frac{1}{h^2} \mathrm{k}\left(\frac{p-p_i}{h}\right) / \int_{\mathrm{A}} \frac{1}{h^2} \mathrm{k}\left(\frac{p-\mathrm{u}}{h}\right) \mathrm{du}$，在点 p 上的强度基本上为其附近点的密度加权均值。用基于邻近点的方法估算强度可追溯到早期的林业学（Konig 1835），但其仅在完全空间随机且无二阶效应的情况下（见框 12.1）时才可精确，且今天通常并不推荐这种方法（这些方法的详细描述见 12.2.2 部分）。

框 12.1　零模型和显著性检验

除空间回归（12.2.3 部分）之外，很少提及关于大多数统计学的中心问题：统计显著性评估。由于空间统计学被频繁地用于纯粹的描述，如果具有明确的零模型的概念，那么显著性检验将容易进行。

空间零模型

在最简单的零模型中，其关注的变量在空间上没有变化［见图 12.1（a）］，但这并不是很有用。零模型需包含有关变异性的表述。传统的统计学零模型有各种各样的名字，如“均匀泊松过程”。这一模型的关键性假设（参考方程 12.1）如下。

1）一阶：强度（目标变量的期望均值）不随空间变化或者是均匀的：$\mu(s)=\mu$。

2）二阶：无二阶效应，每一个样点相对于每一个其他样点都具有空间独立性：$\eta(s)=0$。

3）零阶：干扰或误差为泊松分布：$\mu+\varepsilon \sim \mathrm{Poiss}(\mu A)$。

式中，μ 是平均密度且 A 为面积。这完全定义了一个精确模型。泊松过程无记忆力，即某一事件出现的概率与该事件是否发生在附近是完全独立的。

很方便的是，这个零模型可应用于两种数据类型：a 类型数据［点过程或自然决定的样点；见图 12.2（a）］和 b 类型数据［在点或单元格的测量值；见图 12.2（b）和（c）］。同样便利的是，这个零模型的计算机模拟运行简单：

i 从参数为 $A\mu$（A 为面积）的泊松分布中采 N 个点。

ii 重新调整空间坐标，使得两个轴的范围均为 0～1，然后在间隔为 0～1 处抽取两个随机的数值（几乎每一个程序语言都可提供）。

iii 将这些作为点的 x 轴、y 轴坐标。

最后，便利的事实是非空白区域的概率可表示为：

$$P(k>0|\mu A)=1-P(0|\mu A)=1-\mathrm{e}^{-\mu A}$$

这个泊松模型给出了一个分析的零模型。当需要一个基于经验数据的零（随机化）模型时，需要采用完全空间随机性（CSR）。对于采样数据（b 类型数据），

在不同点（或网格）记录 z 值，再简单地进行重排。取观测值 z_i，随机地将其分配到不同点或单元格，也就是混排或不放回抽样。这将保证强度（μ）保持不变（前面提到的零模型假设中的第一条）并去除二阶效应（零模型假设中的第二条）。噪声（η 或零模型中的第三条）是否呈泊松分布取决于原始数据是否呈泊松分布，但这通常被认为是件好事情，因为数据背后的分布被保留了。从点数据（a 类型数据）来模拟 CSR，仅仅随机地重新单个定位每个点个体（独立于其他点）。再一次，满足假设 1 和 2。因此当密切相关的 CSR 作为经验数据的 Monte-Carlo 或随机化零模型时，泊松过程可用于一个解析解的零模型。

图与 K（d）、g（d）的统计量的统计显著性

有多种方法来检验一个图（gram）的统计显著性（最常见的是在相关图上距离 d 与 0 的差异是否显著）。Moran 分布在解析上是很著名的（框 12.2 和 Legendre & Legendre 1998），可以进行简单的显著性统计检验。更常见的是，可以执行随机化检验。对上述数据进行重排，将数据转换为 CSR 模型的一个样本。计算产生相关图。例如，如此重复 999 次，再绘制这个随机的 95%分位区间。相关图中位于这一区间之外的即有显著差异。除非有先验假设且仅在单个距离组上检验显著性，否则任何相关图的显著性检验均面临“多重检验”的问题；如果有距离组，20 个显著性检验，犯一类错误（认为零假设是错误的但其本应该是正确的）的概率很高。所有经典的多重检验方法都是适用的。Bonferroni 检验（使用显著水平 0.05/n 替代 0.05）是最常用的，但其过于保守（Garcia 2004，也见其中的解决方法）。

一个非常相似的方法可用于检验用于点数据的 K（d）和 g（d）统计量的显著性。根据 CSR 从数据中模拟产生多个重复（随机地重定位每个点），或相当于对观测的点数模拟泊松过程。再对每次模拟计算我们所感兴趣的统计量，如 g（d），即可绘制出 95 百分位的区间。当统计数值位于区间外时即为显著。多重检验的问题如同在相关图检验中一样出现。

Mantel 检验

Mantel 检验（Mantel 1967）实际上仅仅是两个距离矩阵间相关性的统计显著性的一个计算方法。一种情况是，Mantel 检验可以作为二阶效应的检测。此时，一个矩阵为成对点之间具有$\|i-j\|$的物理距离，另一个矩阵为成对点上观测值的差 z_i-z_j。另一种情况是，Mantel 检验可作为对相似于交叉克里金法的两个变量之间相关性的检验。此时，一个矩阵包含成对点上的环境强度（或温度、

降水等）的距离，而另一矩阵则为成对点之间在生物多样性上的距离 z_i-z_j（或用 Sørenson 法或 Morisita Horn 法通过测量差异性来表示群落结构距离，见第 6 章）。

一旦具有了两个距离矩阵，那么无论是具体哪种情况，检验过程都是相同的。每个矩阵均为方阵，每个点对应于一行和一列。首先计算矩阵中对角线上方 $n(n-1)/2$ 个单元格的相关系数 r。可为 Pearson 相关性或 Spearman 相关性。这一 r 值可作为两个距离矩阵中相关性的测量，正如传统相关性分析一样（且范围为−1～+1）。最关键的创新即使用重排检验法来检验相关性，由于点间的空间自相关性，这种检验是必需的。因为一个样点是同时由行和列所表示的，不能仅仅随机重排矩阵中的条目，而是必须同时打乱行和列。基于此约束下，对一个矩阵完成多次重排，形成多个重复，且计算出每个重复中两矩阵单元格之间的新 r 值。未重排的 r 值的显著性使用真实 r 值的百分比和来自于重排矩阵所计算的所有 r 值进行评估。

框 12.2　“图”方法的更多细节

由于“相关图（correlogram）”及相关的“图（gram）”的技术非常重要（应该是空间生态学中唯一最重要的研究工具），在这里我们为有兴趣的读者提供更多的细节。

相关图或半方差图?

这些“图”之间最主要的差别就是（半）方差图描述直到距离为 d 时的效应累积，协方差图和相关图分离了距离 d 上的交互作用。从这层意义上来说，这种差别在概念上与概率论中概率密度函数（PDF）和累积密度函数（CDF）之间的差异是相似的（尽管不是精确的相等）。不同方法的优势和缺点均源于这一事实。我发现相关图是最容易解释的。如果直线在一定距离后在 0 之上，则说明在距离为 d 处二阶效应为正的（有吸引力的），与此相似，也有负的效应。而在（半）方差图中就没这么明显了。所有区域 d 的方差图均为正的；此处的陡峭斜率说明为高度正相关，而平缓的斜率则表明低度相关。

换句话说，距离 d 处的高方差 $V(d)$ 可能是由位于 $d=0$ 处附近的过程，或位于距离 d 附近或其他任何处于 0 与 d 距离之间的过程所导致。相反，方差图的估计对于异常值更为稳健，因此也更精确。这主要是由于方差图的一阶过程

的 $E(z_i - z_j)$ 必须等于零，而协方差图的一阶过程的 $E(z_i)$ 通常不等于零，并且必须进行估计。

网格数据的图

“图”的使用来自于大量地理空间数据，其点为随机的，且点与点之间有连续距离间隔。然而它们保持了网格式的数据。确实，网格数据可使其实际应用更为简单。对于连续型数据必须找到其适合的分组大小 δ，使得每组中将出现足够的点。在网格数据中，这并不是问题。网格本身的距离就可以被使用，这即可保证有许多对点其间距为一个单元格、两个单元格等。早期的网格数据忽视了大部分最斜的成对单元（如向北三格向东二格的单元），但是每个位于其距离中心的网格单元都是可被计算的，将分组集中在离散单元格的中央，离散单元格长度如 0.5～1.5、1.5～2.5、2.5～3.5 等。在“图”的形式确立优势之前，主要采用 Moran 的 I 和 Geary 的 C 统计量。这些统计量典型地应用于网格化数据，且仅用于非对角距离。有趣的是，除了被设计成网格数据外，Moran 的 I 正好就对应于相关图，且 Geary 的 C 相当于除以 δ^2 的方差图（图 12.5）。Moran 的 I 和 Geary 的 C 也常常被用于不规则的多边形数据，如每个郡或县的变量已知的情况。在此情况下，相邻矩阵 W 被开发出来，且给出了每对多边形间的距离。Moran 的 I 和 Geary 的 C 可被广泛应用，并用 W 替换经典的离散单元格距离。然而，所有这些方法最终都将直接与相关图和方差图相关。它们通常被认为在概念上相同，但在实际运算上存在差异（可认为是软件程序）。不同于相关图，一个小的但也很重要的差异就是 Moran 的 I 可以在范围（−1，1）之外，对不存在相关性（即 CSR）时 $I=-1/(n=1)$，而不是 $I=0$，这里 n 是观测值的数量。随着 n 的增加，差异逐渐消失。

描述图的形状

除了对相关图和半方差图的直观视觉检查外，还可以进行多种分析。方差图常通过三个指数来描述：$\gamma(0)$ 被称为块金值（nugget）（理论上其通常为零，但实际经验中不为零），渐近线 $\gamma(\infty)=\sigma^2$ 被称为基台值（sill），与基台值的距离 d 被称为范围。要在整个范围内近似地描述形状，可以使用 $\gamma(d)=f(d|\theta)$ 或 $\rho(d)=G(d|\theta)$ 形式的模型，这里的 θ 是一组对经验估计图拟合的参数。这可以消除估计值中的一些误差。它允许对不同“图”之间的参数进行比较。半方差图是递增的、平缓的渐近函数，当 $d \leqslant r$ 或 σ^2 时可由球体模型拟合：$f(d|r)=\sigma^2[3d/2r-d^3/(2r^3)]$，当 $d>r$ 时，由指数式模型拟合：$f(d|r)=\sigma^2(1-e^{-d/r})$ 或由

高斯模型拟合：$f(d|r)=\sigma^2[1-\exp(-d^2/r^2)]$。这三个模型都穿过点（0，0），且位于（∞，$\sigma^2$）的渐近线仅有一个尺度参数 r。对指数型的基台［如 $f(d|r)=a+(\sigma^2-a)(1-e^{-d/r})$］可加入偏离。对于相关图可由简单的指数式衰减 $G(d|\theta)=\exp(-d/r)$ 拟合，而协方差图则由 $G(d|r, \sigma^2)=\sigma^2\exp(-d/r)$ 拟合。

克里金法（对图的插值和平滑化）

12.2.2 部分提到的克里金法作为一种强度变量预测的方法，其同时包含了一阶和二阶效应，其建立直接基于协方差图可仅用两个变量 σ^2 和尺度 r 来描述的事实。在 12.2.3 部分将要提到的局部平滑化方法，引出了究竟应对距离 d 处点赋予多少加权值的问题，且唯一的答案就是选择任一平滑化或带宽参数 h。协方差图和一个拟合模型 $G(d|r, \sigma^2)$ 给出了明显的答案：以 $G(d|r, \sigma^2)$ 对距离 d 处的点进行加权！经验的协方差曲线包含了许多自由度且几乎无法估计，但若我们拟合一个模型并筛选至两个参数，那么仅丢失两个自由度，且可得出包含二阶效应的最佳经验估计。

我们现在回到方程 12.1［$z(s)=\mu(s)+\eta(s)+\varepsilon(s)$］，这里的 μ 是一些空间位置的表面（如线性的），ε 仅为两点之间距离的函数，并可完全被协方差图及其两个参数（η 被假设为均值为 0 和方差为 r^2 的正态分布，正如传统的回归那样）所描述。方程 12.1 本质上与广义的最小二乘法（GLS）或回归的混合模型形式一致。尽管并不广为人知，但这些都是标准的统计技术，拟合方法都是现成的（典型的方法涉及一些迭代解和似然法）。在实践中，半方差图（更为稳定）的应用比协方差图更为广泛。概念上，这些都属于克里金法，细节问题可用软件处理。有多种合适的克里金法，简单克里金法假设 $\mu(s)=0$（或 μ 为已知的而不是估计的）且并不是太常见。普通克里金法假设 $\mu(s)=c$，其中 c 为估计值，并且要求使用者确保数据中没有趋势（或者趋势被事先移除和对残差进行分析；见下一段）。通用的克里金法模拟方程 12.1，该方程同时考虑了一阶效应和二阶效应。

重要假设：稳定性和均向性

贯穿这一“图”方法章节的假设（即二阶效应，也就是协方差仅取决于 d）可能并非是真实的。一个较常见的反例就是协方差取决于方向。这种情况出现于传播限制为二阶效应的主要驱使因素，且传播依赖于盛行风和水流。当协方差独立于方向时，我们称之为各向同性或均向性；当协方差为方向的函数时，我们称之为非均向性。另一个反例就是协方差依赖于位置。即之前的案例中，

当盛行风的强度或气流显著地随着空间而变化时。稳定性的完全定义（空间统计学的一般假设）为均值是常数［期望值 $E(z_i)=\mu$，独立于位置 i］，且协方差 σ_{ij} 仅依赖于 i 和 j 之间的距离。相较于以协方差为条件，以均值为条件可能会出现更多的反例。例如，z_i 一个简单的空间的梯度或趋势即有违稳定性。通常先用趋势面来拟合数据，再分析残差的二阶结构（协方差），从而消除趋势。在网格化数据中，差分 $z'_i=z_{i+1}-z_i$ 也可以消除趋势。除了一些用于处理各向异性的分析之外，绝大多数稳定性的协方差都被认为是真实的。若仍有担心，也可以用局部的自相关性做检验。局部的自相关性分析（Anselin 1995）计算了每个点与其相邻点之间相关性的测量，但并未将相邻点和其他点的相关性一起求平均（正如整体相关性那样）。其结果可被绘制为局部相关性强度。若这是随空间变化的，那么稳定性的假设可能为不合理的。如果假设一个特定过程（如传播限制）造成了协方差结构，那么局部自相关性统计量可作为过程随空间变化强度的指示。

最后，前两种方法要求输入平滑参数（平滑度）。在局部平滑化中，平滑参数隐含在带宽 h 中，而在全局表面平滑化中隐含在函数 f（如多项式次数）的灵活度中。如果出现过度平滑化，那么真实的变化便会消除，但是若平滑化不足，则干扰会被当作规律。尽管存在多种指南和经验法则，但就目前而言，依旧没有方法来确定平滑参数的正确数值。从根本上说，平滑参数是主观的、人为选择的参数。第三种方法（克里金法）本质上源于数据本身的平滑度，因此该方法必须被认为具有优势。最后一种方法也避免了一个平滑参数。总的来说，克里金法由于其复杂性较少被使用，但现成可用的软件很大程度上避免了这一问题。因此基本上我会推荐将克里金法和所谓的“毫不保留”的方法结合起来用于对比。

12.2.2 距离效应（二阶效应）

二阶效应评估了一个点上某一测量值（如生物多样性或多度）的性质如何影响与其相距一定距离的另一点的相同性质。之所以要研究二阶效应，有两个原因。最简单的是，我们希望做出更精确的强度预测（也就是使用克里金法）。一个更相关的原因是检验是否存在距离效应，以及这些影响是正的还是负的。一个更有意义的问题是，了解这些影响是如何随距离而变化的。

举例来说，可能某一样点具有高的多度，那么距其 10～100m 远的样点很有可能具有高于均值的多度，而距其 0～10m 远的样点则很有可能具有低于均值的多度。这强烈地暗示间距要求，反过来也暗示了存在可容纳种群的最小面积。何

种过程导致这一效应（传播限制、种间相互作用、资源竞争）？此外，二阶效应直接与我们的测量分布是聚合的还是规律分布有关。例如，Gaston 和 He（第 11 章）详细地描述了平均占居率（已占居斑块的百分比）的研究，但没有分析占居单元的空间结构，特别是占居单元是否表现为集聚。二阶效应处理这些问题；正的二阶效应表明一个物种在某一样点出现的信息较其他点上出现的平均概率要高，即聚集，而负二阶效应中则表示相当均匀（是相当规律的）（见图 12.3）。

（1）早期方法

最早探讨二阶效应的方法是用于样方中计数的方差与均值的比值。这一检验源于泊松分布的方差等于分布均值 μ。这是个不寻常且强劲的性质（相对于正态分布的均值和方差是完全不相关的）。因此我们可以检验离散度指数：ID=$Var(z_i)$/average（z_i）=$[\sum_{i=1}^{n}(z_i-\overline{z_i})^2/(n-1)]/[\sum_{i=1}^{n}z_i/n]$。在零 CSR/泊松（见框 12.1）假设下，ID=1。当 ID>1 时，有更多的样方中不是多度非常低（接近 0）就是多度非常高（高于均值），即表明这是聚集分布（正的或存在明显的二阶相互作用）。相反，当 ID<1 时，大多数样方的 z_i 将非常接近于 $\overline{z_i}$，这表示为规律性分布。方便起见，如果 $n>6$ 且 $\overline{z_i}>1$，那么$(n-1)\times$ID 为接近于自由度为（$n-1$）的卡方分布，这即允许我们检测 ID 是否显著高于或低于 1。有许多对 ID 水平定值（Hurlbert）的批判，即当 ID=1 时确实并不意味着泊松过程，但 ID>1 或 ID<1 确实分别意味着聚集的或规律的。一种更强劲的批判认为，这一测量不包含空间结构（两个相距 1km 的样方与两个相距 10km 的样方用相同的方法比较），但这是包含在空间分析的工具箱中的一种快速而又随性的测度。首次包含二阶相互作用（对相距较远的样方与相近的样方处理不同）的显式空间测量的努力仅应用于点-过程数据，是基于从最近点的距离。Diggle 的函数 $G(d)$被定义为点 p_i 的分数，即最邻近的点 p_i 其距离小于或等于 d。基于 CSR 的零值假设，$G(d)=1-e^{-\lambda\pi d^2}$（见框 12.1）且经验观察的 $G(d)$ 可以对零值 $G(d)$ 应用绘制。一阶信息（强度）也可来源于基于（且仅基于）CSR 假设由最邻近点的信息推导，这里最大似然估计给出$\lambda=4/(\pi d^2)$（Diggle 1983）。相关函数 $F(d)$ 给出了区域中随机选择样点（通常与观测点不一致）与最近的观测点之间的距离小于 d 的概率。这些函数和基于相邻最近点距离的有关想法，如 Clark-Evans 比率、Hopkins 比率和 Blyth-Ripley 比率，由于缺乏某些条件下二阶效应的估算，它们很少受到青睐。如果存在这种情况，即我们将随机过程中的每个点都用由两个距离不变且很近的点替代，那么相邻最近距离将意味着，即使在稍大尺度上数据是较为聚集的，其仍具有完美的规律性（相邻最近点的距离恒定）。相邻最近距离通常不能很好地给出较大距离上的二阶效应[见图 12.3（e）和（f）]。结果是，不同于快速且不合理的 ID 应用，不仅仅是相邻最近点，而是通过所有空间距离估算都可估计出二阶效应。这些估算的确切性质取决于数据点是自然控制

的（点-过程）还是人为控制的（样方与地理空间）。

（2）“图”法和克里金法

首先我们涉及了一些样方数据/地学数据的分析方法，借此我们可以有几种紧密相关的方法来描述二阶效应［图 12.4（c）和（d）］。最直接的就是协方差的理念 $Cov(z_i, z_j) = \sigma_{ij} = 1/n \sum_{k=1}^{n}(z_{i,k} - \bar{z})(z_{j,k} - \bar{z})$。需注意的是，$Cov(z_i, z_j) = Var(z_i) = \sigma_i^2$。这一定义假设的是我们对 $z_i = (k=1 \cdots n)$的每个空间位置进行测量，这是很少见的（如果发生这一情况，我们在不同时间点上进行测量）。这一定义也相当复杂，协方差需要在每个成对的点间进行计算。这两个问题均可以通过研究 $C(d) = \sigma_{ij}(d) = 1/n_d \sum_{\|i-j\|=d} (z_i - \bar{z})(z_j - \bar{z})$来解决。这里我们假设协方差仅依赖于两个点$\|i-j\|$的距离 d，计算 n_d 中所有距离为 d 的两个点之间的协方差。

对于网格化数据及其离散型距离，其中有许多点之间距离为 d，d=1，2，…。对于地理空间数据，其 d 为连续的，不大可能发现两对点之间的距离相同。这种情况下通常可将数据分为不同的组，将所有距离为 d 和 $d+\delta d$ 的作为一组。这一分组过程与直方图的生成相似。一个基本测法（Rossi et al. 1992）是每组应包含 30～50 个数据点。此外，d 的最大值应为两点之间最大距离的一半（仅仅在边缘点与边缘点的对比时 d 才接近最大值，这样不具有代表性）。以 C（d）与 d 为坐标所绘制的图被称为协方差图。根据地理学第一定律，协方差应随着距离的增加而降低并最终达到 0，且这也是实际观察的结果。特别是 $C(0) = \sigma^2$（数据的方差）时，方差以指数式或双曲线式衰减到 $C(\infty) = 0$。某些情况下也会产生负的协方差。例如，如果数据形成了峰值［如图 12.1（e）所示］，最高点到最低点的距离实际上为负的协方差。数个密切相关的点也可被计算［见图 12.4（c）］。相关图ρ（d）仅仅是将简单的协方差图 C（d）调整到区间[−1～1]，正如对相关系数的处理一样（调节是基于泊松的 $r = \sigma_{ij}[\sigma_i \sigma_j]$）。方差图分析不是两个点的协方差，而是两点之间差异的方差，$V(d) = E[(z_i - z_j)^2] = 1/n_d \sum_{\|i-j\|=d} (z - z_1)^2$，与协方差图具有相同符号。出现两次的原因是成对的 i 和 j 在 $z_i - z_j$ 和 $z_j - z_i$ 时被统计了两次。因此最常见的为半方差图，定义为 $\gamma(d) = V(d)/2$，它是最方便分析的［例如，$\gamma(\infty) = \sigma^2$，而 $V(\infty) = 2\sigma^2$，经常混淆，也称为方差图］。半方差图与协方差图是相关的：$\gamma(d) = \sigma^2 - C(d)$［尽管实际估算的 γ（d）和 C（d）并不一定符合这一关系，例如，此公式要求 γ（0）等于 0，但通常不为 0］。如果数据违反了稳态假设（框 12.2 中讨论），那么等效性就不存在了。因此所有 4 种“图”都是线性相关的［通常这里我使用“图”作为一般的术语，它代表一组 4 种平面图：C（d）、ρ（d）、V（d）和 γ（d）］。概括起来，相关图及其关系可为我们提供一简单的图形，使我们能决定所感兴趣的变量究竟在哪一种空间尺度上相互作用（区域 d 为图中出现的最高的和最低的区域）。这也同样允许我们判定影响为正的还是负的（图的符号）。克里金法为平滑的空间形式，使用“图”来决定点的权重。在一定技术条件（最小方差）下这是

最佳权重值。克里金法的更多细节见框 12.2。

（3）点-过程数据中的二阶过程

在章节的开始，我们陈述了自然界实际的点位和人为选点所确定的数据之间的基本差别。在先前的章节中，“图”分析是研究人为确定数据的二阶效应的主要工具。它们关注于 z 在值上的差异为点间距离（d_{ij}）的函数。在点-过程数据中，我们转而关注的是一定距离内邻近点的数量。早先提到的 F 统计和 G 统计就是这样的例子，但它们所关注的最邻近点由更小尺度的二阶效应所控制。Ripley K 法被认为是更好的方法。

该方法估算了点过程数据中点周围半径为 d 的邻近所有点数的均值，再除以强度以进行标准化。通过探索一个点的不同半径区域，避免了最邻近的统计学相关问题。$K(d)$的估算简单。若 $N(d,\ p_i)$为点 p_i 周围半径为 d 的区域内所有点的数量（不包括点 p_i），那么：

$$K(d)=\frac{1}{n_\mu}\sum_{i=1}^{n}N(d,p_i),\quad L(d)=d-\sqrt{\frac{K(d)}{\pi}}$$

基于泊松零假设下（框 12.2），区域 A 内的点数量的均值为 μA 且半径为 d 的圈内点数量为 $\mu\pi d^2$。$K(d)$=点数的平均值/$\mu=\pi d^2$。这一事实被用于建立密切相关的统计值 L，这里对于 CSR 中的所有 d 值均有 $L(d)=0$。当 $L(d)>0$ 时所有点规律分布，当 $L(d)<0$ 时则为聚集。可惜的是，对于 $L(d)$并没有明确的规定，有人使用 $L^*(d)=-L(d)$，所以当面对 $L(d)$的图时我们应仔细地研究。在概念上，$K(d)$和 $L(d)$类似于半方差图和相关图（图 12.5）。$K(d)$和半方差图是累积的，呈单调增加。相关图和 $L(d)$的参考均相对于 0（CSR 在 0 处赋予其一平整线）。相关图的位置或 $L(d)$明显高于或低于这条平整线［相当于 $K(d)$和半方差图的斜率骤减］，表明在这些尺度上聚集或有规律地分散。我倾向于用生态学上用得不多但在物理学上很普遍的一个备选来替换 $L(d)$，即所谓的成对相关函数：$g(d)=K'(d)/(2\pi d)$（Wiegand & Moloney 2004）。因此，$K(d)$为累积密度函数，$g(d)$是重新调整尺度推导而来的，它们与概率密度函数相关。尺度上的重新调整确保了基于 CSR 下的 $g(d)=1$。因此从解释的角度来说，$g(d)$扮演了与 $L(d)$和相关图非常相似的角色，但其以上移后的 $g(d)=1$ 替换了 $L(d)=0$ 或$\rho(d)=0$。所以，$g(d)>1$ 相当于聚集模式，且 $g(d)<1$ 为规律模式。我更倾向于 $g(d)$，因为 $L(d)$源于 CSR 假设下的 $K(d)$，而 $g(d)$源于更一般的 $K(d)$且无任何假设前提。可能 $g(d)$在生态学中最著名的应用是由 Condit 及其同事（2000）进行的，他们关注的是热带树木的空间集聚；他们称其函数为$\Omega(d)$，但其仅仅是 $g(d)$重新调整尺度后的形式，其在生态学领域之外使用得更早。

12.2.3　两个变量之间的关联

12.2.1 部分介绍了单变量的一阶效应，12.2.2 部分为单变量的二阶效应。当然，

具有多个变量是很常见的。例如，若要探究一个物种的多度如何随另一物种多度变化，或分布范围广的物种与不同环境变量的协变化是否较分布范围小的物种更明显（Jetz & Rahbek 2002）。现有多种方法来处理这类问题。本部分涉及的符号含义见表 12.3。

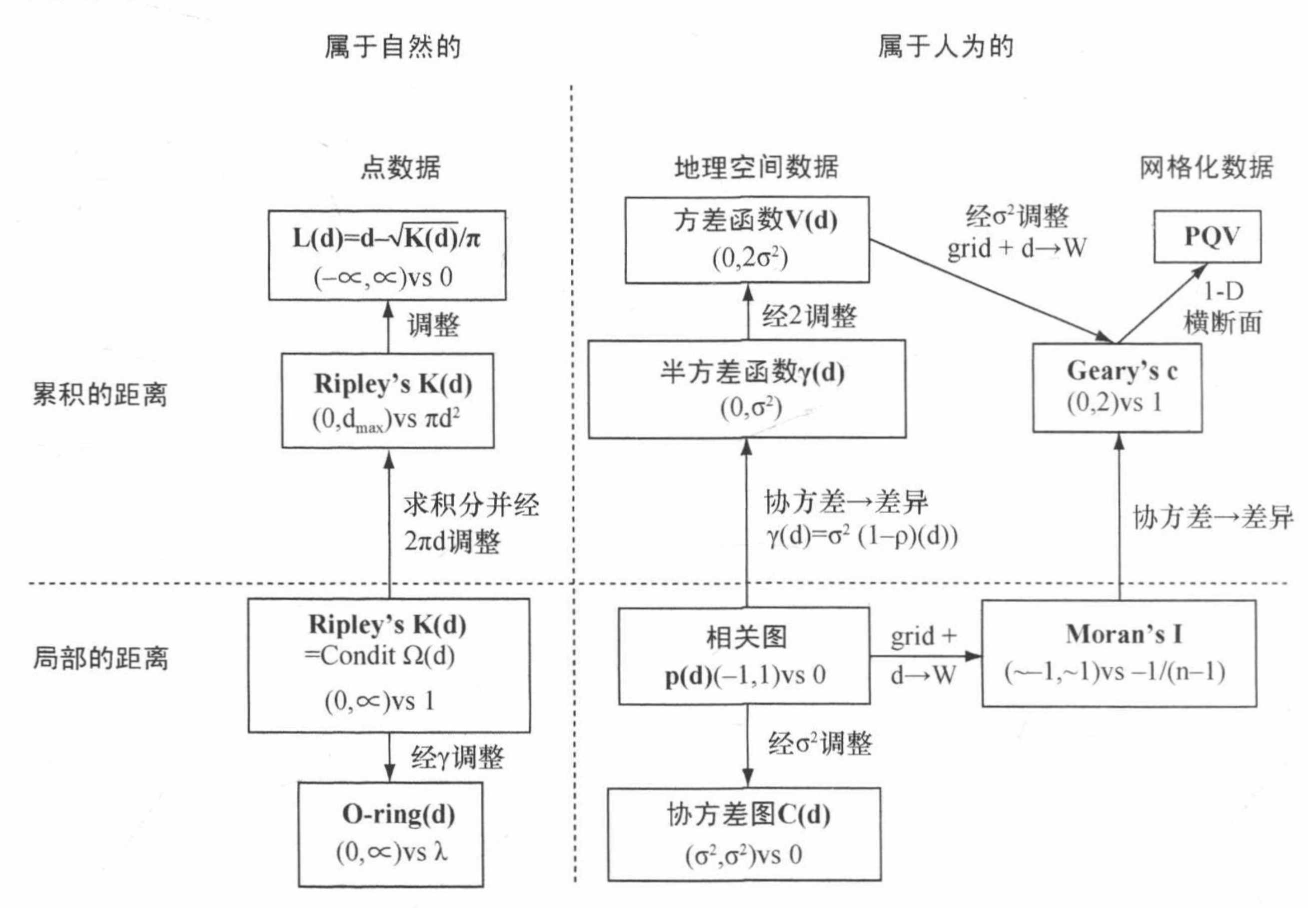


图 12.5　最常见的二阶空间统计之间的关系。几乎在所有案例中，转换仅仅是线性调节[$g(d)=a\times f(d)+b$]的一个因素，或累积的与局部的形式之间的移动。当由连续空间（地理空间数据）移动至离散空间（网格化数据），或由二维降至一维时，均需要进行小幅度的调节，在此图中，d=两点之间的距离，λ=强度（每个区域内时间的平均值），W=单根矩阵（网格化数据或面积数据，如一个州的地图），且 $\sigma^2=Var(z_i)$中变量 z 的值贯穿空间中所有的点。对于各种类型的数据，最普遍使用的方法已用粗体标出。短语“grid+$d\rightarrow W$”表明数据位于网格中，且因此两个观察点之间距离的概率被毗邻的概念所取代，并概括于 W 矩阵中，而不是在空间中连续不断的。要注意的是，点数据到地理空间数据之间无箭头，这表明概念上的匹配较数学上的更好。

表 12.3　本部分所使用的符号含义

$\mu(s)$	强度：平均值（一阶效应）
$\eta(s)$	距离上的协方差或效应（二阶效应）
ε	不相关误差
z_i，$z(s)$	在点 i 或位置 s 上的测量值（如密度、温度）
w_i	点 i 的权重
$k(d, h)$	内核（概率密度函数）用于核平滑
β，θ，ζ	回归模型（β，ζ）系数或非线性函数的参数（θ）

续表

h	平滑或带宽参数（大的 h 在更大的区域平滑）
n	点的数量
$\|\|i-j\|\|$，d_{ij}	点 i 和点 j 之间的距离
d	距离
ID	分散指数
$G(d)$	点过程的 Diggle 指数
$C(d)$，$\rho(d)$	分别为共变异量和相关图；空间数据的二阶效应
$V(d)$，$\gamma(d)$	分别为变差函数和半变异函数；空间数据的累积二阶效应
$K(d)$，$L(d)$，$g(d)$	点过程的 Ripley 指数 K，L（d）是 K（d）的零假设，g（d）是对相关函数
$f(d\|\theta)$，$G(d\|\theta)$	分别为函数拟合（半）变异和共变异量/相关图
$I(d)$，$C(d)$	Moran 指数 I 和 Geary 指数 C，类似于点阵数据的“图”
CSR	完整的空间随机性：空间过程的零假设
$E[]$	期望值（平均值）
σ，σ^2	标准差和方差

（1）交互相关图和其他“交互”（二阶）关联

几乎 12.2.2 部分所介绍的二阶方法均可用于双变量问题。例如，当协方差图着眼于均值（$x_i-\bar{x}$）（$x_j-\bar{x}$），交互协方差图则着眼于均值（$y_i-\bar{y}$）（$x_j-\bar{x}$）（这里 y 和 x 是两个不同的变量，且 i 和 j 仍是两个不同点）。这就是交互协方差图。交互相关图、交互半方差函数、交互 K（d）和交互 g（d）等统计量都是可计算的。这些统计量揭示了两个变量之间的二阶相互作用，例如，点 B 附近的高土壤湿度造成的高物种丰富度与点 A 的相似度或高（正的相关图）或低（负的相关图）。相比交互克里金法中目标变量要求的点位数量较少时，交互相关图也同样可用于从变量中提取信息。由于相关变量都是对称的，因此这些模型类似于传统相关性模型。

（2）空间回归（一阶关联和可能的二阶关联）

如果需要一个更为量化的预测模型，且已假设了因变量与独立变量，那么回归方法就会更适合。假设我们试图利用空间中所有样点的三种变量，即物种丰富度（S）、温度（t）和树高（h）的测量值，预测物种丰富度（S）作为温度（t）和树高（h）的函数。最简单的方法就是通过普通最小二乘法（OLS）做一经典多元回归 $S_i=\beta_0+\beta_1\times t_i+\beta_2\times h_i+\varepsilon_i$，其中 $i=1\cdots n$。这一方法的一个关键性假设是误差为独立的[$Cov(\varepsilon_i, \varepsilon_j)=0$]。在空间问题上这个假设几乎是不可能为真的，且在技术上被视为伪重复（Hurlbert 1984）。除了这个担心，我们也许很希望其包含一阶效应或二阶效应。进一步复杂化的情况是将二阶效应作为 S_j 对 S_i（满溢效应，可能是由于传播）、t_j 对 t_i（温度几乎总是自相关的）或 ε_j 对 ε_i（误差的自相关性）的影响。

极端情况下，我们可以想象并设定一个如下的回归方程：

$$S_i=\beta_0+\beta_1\times t_i+\beta_2\times h_i+\gamma WS+\alpha Vt+[x,\ y]\zeta+\eta+\varepsilon_i \quad (12.2)$$

式中，W 是由空间距离推导出的权重矩阵（其对角线上为零，因此 S_i 不依赖于 S），且 γ 为强度等（即估算的系数），同样，V 和 α 是空间权重矩阵，且[x，y]是系数为 ζ 的点的空间坐标矩阵（也就是拟合线性趋势表面），η 为随机项，且 E（η）=0，Var（η）为二阶效应的协方差矩阵（可由协方差图的模型推导）。[x，y]ζ 包含一阶效应（且可能捕捉我们在模型中未使用和测量的环境变量的影响）。γWS 和 αVt 从非独立变量和独立变量中捕捉了二阶效应，统称为“滞后”（由时滞推导）或自协变量，作为“误差”项的 η 捕捉了二阶效应，且通过对协方差矩阵的依赖而与上述的“图”方法联系起来。据我所知，目前还未有任何人疯狂到要尝试拟合上述整个模型，但已提出多种方法来适用于这些模型的一部分。使用了方程 12.2 的部分方程的这些回归方法被称为空间回归，显式地了解空间关系，被用来解决 OLS 在空间数据应用中的不足。Dormann 及其同事于 2007 年对不同空间回归模型进行归纳，写出了一篇很好的综述。

当一个领域中引入新的方法时，通常会存在一个周期，一开始的时候，方法快速发展并越来越混乱，最后随着方法的优缺点清晰而进入巩固阶段，工具包也被限定为一或两种方法。空间回归的研究（至少在生态学中）还刚进入巩固的阶段，伴随着激烈的争议（Lennon et al. 2000；Jetz & Rahbek 2002；Diniz et al. 2003；Dormann 2007a，2007b；Hawkins et al. 2007；Kissling & Carl 2008）。尽管有些超前，但我仍将在此提供我个人的建议。首先，越来越多的证据表明，原始的非空间 OLS 可能并没有那么糟糕。回归可产生三种结果：β 系数的估值、拟合度（r^2）和显著性（零假设 β=0 为真的概率）。理论预测和研究都表明（Dormann 2007b；Hawkins et al. 2007；Kissling & Carl 2008），尽管存在空间自相关时 β 的估算是无偏的（平均来说这是正确的），几乎与空间回归一样有效（也就是说，β 的标准误仅略高），且 OLS 的 r^2 较空间回归低，但空间回归有更多的参数。OLS 唯一的问题就是 p 值的错误较多（比 p 值所报告的 I 类型错误更多）。如果只关心预测值而不需要检验，那么这将不是问题。如果关注检验性，那么就有两个选择。模拟显示使用 Dutelliel 方法可以非常精确地校正 p 值，依赖于自相关性下调模型的自由度（高度自相关性导致自由度下降）（Dutilleul et al. 1993；Dale & Fortin 2002；Fortin & Dale 2005）。另一种获得精确 p 值的选择就是使用空间回归模型。该使用哪种模型呢？越来越多的证据表明，具有滞后的模型是有偏差的，不应该使用（Dormann 2007a）。这将产生错误的观点，包括 η 在内。这有利于温习我们已知的广义最小二乘法（GLS）或略微一般的线性混合模型（LMM）法，并使用协方差图来描述 η。更长远的优势就是，这些技术更易于推广到二项式（逻辑斯谛）和泊松回归。所以我的推荐是：①运行一个 OLS；②计算残差为 $y_i-\hat{y}_i$ 的相

关图；③若相关图显示残差具有显著的自相关性，那么就不要使用 OLS 中的 p 值；④若仍需要 p 值，且当且仅当对二阶效应感兴趣时，就可使用基于误差的空间回归（GLS/LMM），否则使用 Dutelliel 法来修正 OLS 的 p 值即可。这一建议会存在极大争议，但这是我对于最近的证据的最好解读，即倾向于坚持尝试和采用正确的方法，除非有强制性的理由迫使我不这么做。

（3）方差分解

正如我们所设想的那样，对回归方程 12.2 的所有系数进行解释，即使只有部分有用，也都是压倒性的。一个有用的方法就是方差分解（Borcard et al. 1992）。变量可被分组（如环境的和空间的），对每组变量所解释的方差量进行评估。当然环境变量和空间变量存在共线性（相互联系），且回归分析不能解决这一问题。结果就是不同百分比的方差被分配到 4 个类别：仅环境的、仅空间的、环境和空间结合的，以及未解释的。这些百分比的总和为 1（前三组的总和即为环境+空间模型的 r^2）。这些百分比的计算是简单的。运行三种回归（环境+空间、仅环境、仅空间），并标明 r^2。那么%仅环境=（$r^2_{环境+空间}-r^2_{空间}$），%仅空间=（$r^2_{环境+空间}-r^2_{环境}$），%环境与空间结合=（$r^2_{空间}$−%仅环境−%仅空间）= $r^2_{环境}+r^2_{空间}-r^2_{环境+空间}$，且%未解释=$1-r^2_{环境+空间}$。通常情况下。环境和空间结合解释的方差远大于两个因素单独解释的，这是令人失望的，因为这是较无意义的部分。这并不奇怪但值得注意，因为每一组所解释的比例取决于每组有多少变量。数十种环境变量和仅 x−y 的空间坐标使得环境的解释比例更大，使用较少的环境变量同时使用复杂的空间变量（如 PCNM；Dray et al. 2006）就可使结果向另一方向倾斜（Jones et al. 2008）。前面所介绍的方差分解方法是基于各因子在概念上是等价的。还有种方法就是使某个因子优先。这种情况下我们认为逻辑上环境因子优先于空间因子，那么%环境=$r^2_{环境}$且%空间=$r^2_{环境+空间}-r^2_{环境}$。Lichstein 及其同事研究了这样的例子（Lichstein et al. 2003），且隐式使用了残差回归（如 Wilcox 1978）。关于哪种方法是正确的也有相当大的争议。最后，无论如何，这不是由数学来回答的问题，关键在于问题本身的假设和适宜性。

12.2.4　可用的软件

我有意识地选择性地强调空间分析在概念上的一致性。然而，真正这么做时我也忽略了背后隐含的一些问题。实际的计算很大程度上取决于数据的确切类型。此外，我完全忽视了边缘效应的问题（实际上某些点很接近“地球的边缘”，或至少是许多采样数据边缘会导致方法的复杂化）。有多种方法来应对边缘效应，但会使计算复杂化。最后，统计显著性检验通常是由随机化方法来完成的，这在概念上并不困难，但需要额外的计算代码。基于这些原因，我强烈建议使用现成的软

件来进行空间分析，而不是执行你们自己特有的方法。有两个优秀且免费的软件是可用的，且能直接下载，包括这里已介绍过的方法。首先是宏观生态数据的空间分析（SAM）（Rangel et al. 2006）。这是个定制的软件包，其目的在于生态学数据的空间分析。它具有一个易于操作的界面和让人印象深刻的空间方法清单。较常用的（也是较难使用的）程序包是 R，包含一个通用的统计软件包（R 开发核心团队）和额外的软件包，包括 spatial、spatstat 和 splanc（用于点过程）、gstat（用于克里金法）和 spdep（用于网格化数据）（Bivand et al. 2008）。

12.3 展望

目前空间分析可能需要进入一个巩固阶段，即强调简单化、拒绝过时的方法，凸显方法的统一性，并促进这些方法之间的联系与比较。在实际情况中，科学界并没有很好的动力来这样做。某些领域需要有额外的发展，如统计检验显著性方法的改进和对不同形式的空间回归的有效性的深入理解，但这些发展还是较小的。以下三种新技术在我看来是值得重视的。第一种是土壤文献中常见的技术，但我仅在生态学中见过一次其应用（Kendrick et al. 2008），是基于方差图的嵌套模型[也被称作协同区域化（coregionalisation）]。基本上方差图由分段回归拟合。这种尺度上自动间断化直接建议（但不要求）在不同尺度上具有不同的过程，赋予方差组分以显示究竟哪种尺度更重要。不幸的是，我并没有看到生态学中常用的软件执行这样的检验。第二种有前景的技术是地理学上的加权回归。这一模型基本上是基于空间点的回归，但回归系数（即各独立变量的相对重要性）可以随着空间而变化（Fotheringham et al. 2002; Wimberly et al. 2008）。在一个例子中，Wimberly 及其同事于 2008 年发现气候限制了美国东部扁虱的多度，但仅存在于研究范围的西部。这一技术不将非稳定性的处理看作一件麻烦事，包含并测量了这种非稳定性。第三，对于空间回归和自相关的原因分析而言，越来越具有前景的一个方法是基于过程的模型的开发。Houchmandzadeh（2008）最近开发了一种模型，预测基于简单中性（扩散）传播的成对相关函数 $g(d)$。关于外界环境如何影响物种分布的更有力的模型，将会帮助我们解析因果关系。

对于生态学数据的空间统计学的实际应用，我相信我们已进入了一个令人振奋的时期，软件工具可将细节隐含起来，使用户能专注于对数据的解释和向数据学习，而不用将时间花费在学习方法细节上。

12.4 要点

1）对空间统计的表达是基于零阶效应、一阶效应和二阶效应的次序来组织的。

2）人为选择和自然选择的空间样点数据之间是存在明显区别的。区别在于人为选择的类别中（如样方、断面和地理空间数据）对于如何进行计算有着重要影响，但其概念上差别不大，而一直以来对此有所夸大。

3）许多以前相当流行的方法现在均已过时（如 *F* 函数和 *G* 函数、方差与均值比/ID 法、移动平均数和指数平滑化法），所以最好选择其他可用的方法替代。

4）协方差图/克里金法/相关图可能在今天是唯一的中心概念，且用户应熟悉它们本身的应用和解释（尽管不是精确的计算）。Moran 的 *I* 和 Geary 的 *C* 属于这类方法。

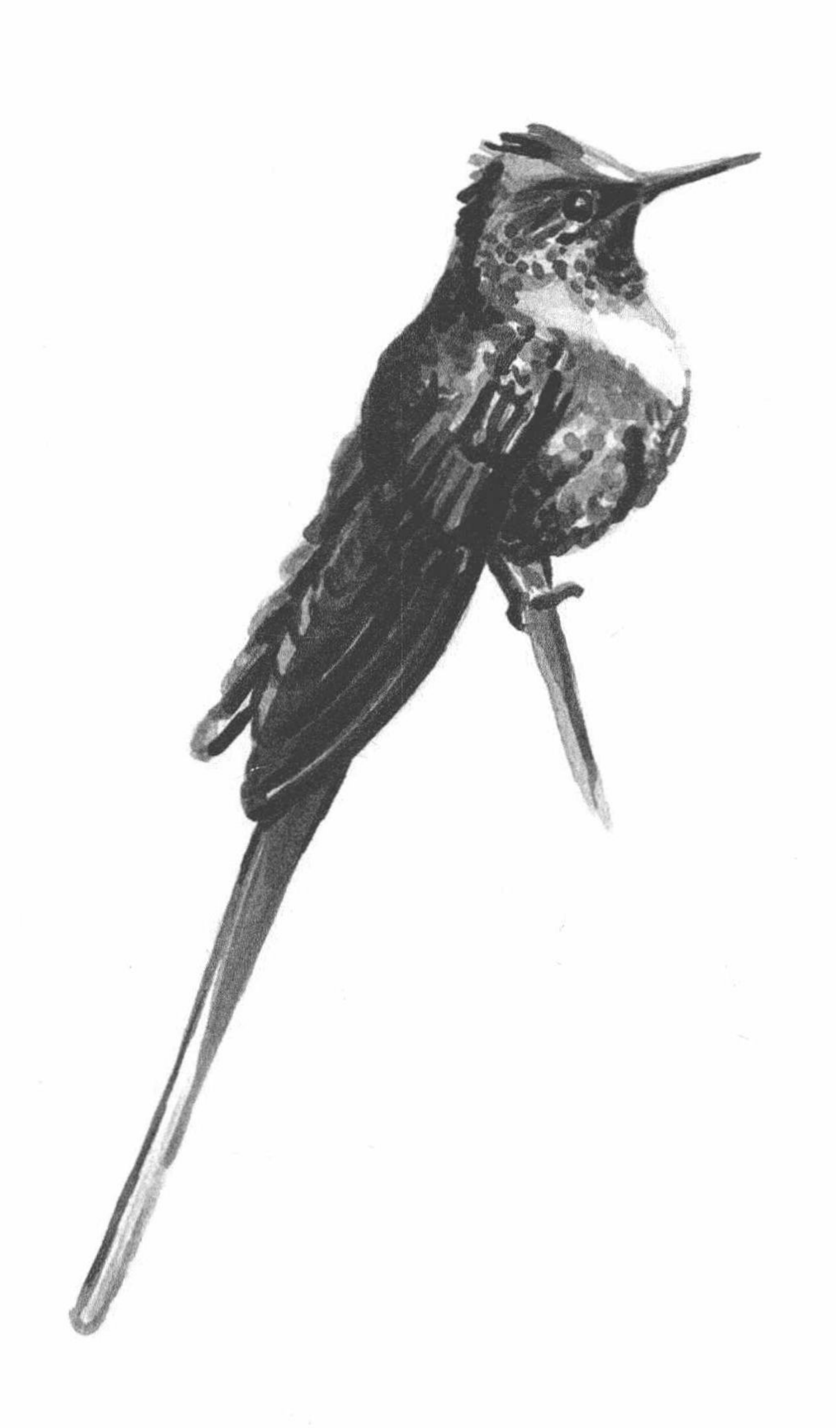
5）最新的方法可能是最难于手算的，而一味简单地按照软件操作很容易出错，幸运的是，已有好的软件，也应该使用它们。

致谢

感谢何芳良对于本章初稿提供了有益的反馈。感谢 Marty Lechowicz、Marcia Waterway 和 Graham Bell 共享了他们的物种丰富度数据，并用于图 12.2（b）和图 12.4 的绘制。同样感谢麦吉尔大学提供的在 Gault 自然保护区设立的管理职位，使我有了数据来源，并在那里度过了美好的时光。

第四部分

多样性测量的替代方法



第13章

性状与功能多样性的引论

Evan Weiher

13.1 引言

13.1.1 一般性定义

性状多样性与功能多样性是一对同义词，是指共存种类功能性状方面的差异程度。功能性状是一种可观测或是可测定的一种表型性状，它影响着生物种类的行为，或者生态系统的过程（Grime 1973b；Ricklefs & Travis 1980；Díaz & Cabido 2001；Poff et al. 2006）。性状多样性和基于分类学的物种多样性间的主要区别在于，性状多样性强调分类单元间表型性状的差异，不强调系统发生的亲缘关系。尽管如此，因为功能性状在系统发生上是比较保守的，而且两种方法都使用极其相似的数值方法，所以性状多样性与系统发生的多样性有紧密的联系（第14章）。

研究者认为，“功能多样性”仅限于测量影响生态系统功能的性状多样性（Tilman 2001；Petchy & Gaston 2006）。我们没有必要担心这些概念性的、通用性的和实用性的术语定义的局限性（Weiher 2004）。在这种情况下，功能性状被广泛认为对于物种的行为具有更重要的意义，功能性状对生态系统的功能也有着重要的影响（Chapin III et al. 2000；Díaz & Cabido 2001；Garnier et al. 2006）。因此没有很大必要去强调性状多样性和功能多样性的差异。然而，如果已知用于计算指数的性状对物种表型或生态系统功能没有影响，则应该使用其他更为一般的性状多样性。

13.1.2 普遍意义

在生态学的两个关键领域中，性状多样性具有十分重要的研究意义。第一个领域是群落生态学，涉及局域群落是怎样从更大的区域物种库中筛选出来的，以

及如何体现物种间的性状分离。“性状分离”（trait dispersion）这个词已经用于群落生态学，平行于物种的空间离散模式研究，竞争或者其他过程可以导致这种离散模式，这时，个体间的性状分离程度超过随机期望值（如 Greig-Smith 1957；Ryti & Case 1986）。当应用于性状时，物种可以定位在性状空间上（例如，使用一个或多个性状代替空间坐标），而竞争过程则导致资源分配，表现为性状过度分离（即物种在性状空间上更分散，Ricklefs & Travis 1980; Moulton & Pimm 1987）。那些在性状空间中分离度高的群落具有较高的性状多样性。或者说，如果一些性状或组合性状没有出现在群落中（如 Grime 1973b），那么这样的群落可能会有较低的性状分离度和较低的性状多样性。物种是如何根据其性状从群落中被筛选出来的，这仍然是群落生态学中的基本问题（Keddy 1992；McGill et al. 2007），现在有越来越多例子，讨论在一定环境梯度上，环境与生物限制因素是如何影响性状多样性和功能多样性的（如 Weiher & Keddy 1995；Sweson & Enquist 2007；Pausas & Verdú 2008；Filippi-Codaccioni et al. 2009）。

第二个领域是群落和生态系统生态学之间的联系。一个重要的问题是，哪一个性状或功能多样性直接影响生态系统功能。生物多样性影响生态系统功能的机制是通过互补，或者通过那些性状具有较大差异的生物对资源的高效利用，进而增强生态系统的效率。例如，食碎屑者在其能力范围内增加对碎屑的处理过程（Anderson & Sedell 1979；Heemsbergen et al. 2004）；与单一栽培的植物相比，混合栽培的植物具有更高的功能多样性，提高了初级生产力（如 Tilman et al. 1997b；Hooper & Vitousek 1997）。这些想法已经应用于不同的动植物分类单元、生态系统类型和生态系统服务（Hooper et al. 2005；Naeem et al. 2009）。

13.1.3 性状与功能多样性的研究简史

在西方文明中，古希腊哲学家 Theophrastus 第一次提出了功能性状方法，达尔文和华莱士对表型变化在进化和共存中的中心作用充满了强烈的兴趣。在现代，Warming（1909）专注于植物的生长模式和共存种类的表型的相似与差异。例如，Warming 描述了生长在山毛榉冠层下草本植物性状的相似性，这些草本植物来自不同的科，它们在功能上是不同于山毛榉植物冠层树种的。

性状多样性的历史与生态位理论、共存与竞争理论及相近种类进化理论的发展是紧密相连的。在 20 世纪三四十年代，生物学家第一次利用属与物种的数量比值作为性状多样性的替代指标，这是因为相同的物种普遍来说彼此更加相似。Elton（1946）阐述了群落趋于具有比我们所预期的更大的属种比，那个数值要比我们所预期的性状多样性大得多，那是因为相似的种类或相近的种类不容易共存。基于这个想法，Hutchinson（1957）根据个体大小比率，提出了一个普遍存在的

限制性相似性原理。这一原理为 20 世纪六七十年代以竞争为基础的生态位理论奠定了基础，人们普遍认为种类间的共存是因为它们具有较高的功能性状分离（如 MacArthur & Levins 1967）。在那个时候，一个争论的焦点在于个体大小分布的均匀度或规律性，这与我们现在认为的功能均匀度指标是一样的（如 Mouillot et al. 2005；Villéger et al. 2008）。进化生态学家发现了支持鸟类喙长度进化的证据（Lack 1947），以及共存的达尔文地雀在喙长上具有性状分离。然而，并不是所有的证据都支持这个观点。

Williams（1964）指出，许多群落中一个属内的种类数量有可能比我们预期的要多。这说明了这些群落的性状多样性比我们预期的更低，但是他的这一重要发现还是被忽略了。

直到 20 世纪 70 年代末和 80 年代，生态位理论和竞争中心论开始被质疑，被认为没有对零假设进行充分检验（如 Connor & Simberloff 1979）。这导致了一个激烈争论的时期，大家讨论用群落零假设模型来检验性状空间上，群落中物种的分布和性状是否确实是分离的，进而认为群落结构是由竞争引起的（Strong et al. 1984）。到了 20 世纪 90 年代，已经基本解决了特定零模型的方法（Gotelli & Graves 1996），越来越多的证据表明，一些群落确实在性状空间上存在分离现象（如 Weiher & Keddy 1995；Dayan & Simberloff 2005）。一段时间内，更多的兴趣都集中于性状分离，认为性状分离程度是多样性的另一种形式，但这样的想法同样被忽视了。

1980 年，Ricklefs 和 Travis 提出了一种研究群落生态学的功能的生态形态学方法，这个方法表征了共存种类的相似度和群落在性状空间的占居量。这个性状空间占居量的想法基本上等同于性状多样性，其方法特别重要，因为它将 MacArthur 的关于资源分配的概念转变为基于性状的群落功能参数。一个受到关注的重要方面是，随着群落物种丰富度的增长，性状空间是怎样被占居的，因此建立了性状、分类单元丰富度和群落构建的联系。Ricklefs 和 Travis（1980），以及后来 Travis 和 Ricklefs（1983）利用特定的方法估计了群落占居的体积，他们也提到了简单的网络，或者最小生成树（MST），后来 Moulton 和 Pimm（1987）利用这样的树作为形态或性状空间的指数。在 20 世纪八九十年代，Moulton 及其同事撰写了一系列关于 MST 的文章，阐述了引进的鸟类群落通常比中性群落的 MST 期望值高（较高的性状多样性）。这些结果被广泛作为竞争影响群落结构的重要证据。

与此同时，另一研究的线索是基于 William（1964）的研究结果和思想：共存种类的形态应该是相似的（例如，群落的性状多样性应比预期值低）。这些模型主要研究了生境过滤和生境依赖的竞争，竞争淘汰了那些缺少一些必需的功能性状的种类，从而导致在性状上普遍趋同的现象（Grime 1973b；Southwood 1977；Brown 1987；Keddy 1992）。

在 20 世纪 90 年代，Weiher 和 Keddy（1995）将竞争-生态位模型和生境-筛选模型综合成一般假设模型。在这个模型里，性状分离度（性状多样性）随着竞争的重要性而增加，随着环境压力的重要性和尺度范围的增加而减少。另外，在相同群落中，生境过滤相关的性状可能是聚集分布的（有较低性状多样性），而与共存相关的性状是离散分布的（Weiher et al. 1998）。在植物群落中，仅有有限的证据支持这个想法（Cavender-Bares et al. 2004；Swenson & Enquist 2007；Pausas & Verdú 2008；de Bello et al. 2009）。

从 20 世纪 90 年代开始，重新燃起了一种关于生物多样性对生态系统功能的影响的研究兴趣（Schulze & Mooney 1994；Kinzig et al. 2001；Loreau et al. 2002）。功能多样性概念产生于关于生物多样性是否可以增强及怎样增强生态系统功能的讨论中（Díaz & Cabido 2001）。在一些备受关注的实验中，初级生产力是随着生物多样性和植物功能类群的增加而增加的（如 Tilman et al. 1997b；Hooper & Vitousek 1997；Hector et al. 1999）。多样化群落增加生态功能的一个重要的机制是通过互补原理。在这个机制中，物种集群能够通过生态位的分区而更加全方位地利用资源，它是由功能性状的多样性来表达的（Hooper et al. 2005）。更多的关于初级生产力和其他机制细节的讨论可以参考 Vile 等(2006)，以及 Fornara 和 Tilman（2009）。关于生物多样性效应的另一个机制是基于促进作用，单个物种的功能可以通过非同种个体的存在来增强（如 Anderson & Sedell 1979；Mulder et al. 2001；Cardinale et al. 2002）。促进作用是可能发生的，因为不同的物种具有其特有性状，这样的性状也可以增加群落的功能多样性。

尽管“多样性-功能”的讨论是存在一定争议的，但这种争议已引起了人们对性状和功能多样性计算和定量方法的兴趣。一个重要的驱动力是，人们发现简单地计数特定功能性状类型数不是一个功能多样性估计的特别严谨的方法（Walker et al. 1999；Petchey & Gaston 2002）。许多近期的文献都引用了 Walker 等（1999）的工作作为最早的功能多样性计算，想必是因为他们明确地将测量指标和生态系统功能连接起来。在近期有关功能多样性的研究工作中，忽略了群落生态学中有关性状分离的文献。这令人感到意外，因为真正的进步在于创造和解析，而不是重新发明。有关性状多样性计算的重要发展脉络总结如下：

1）基于距离的方法扩展，应用于相对多度数据的分析（Shimitani 2001；Botta-Dukát 2005；Laliberté & Legendre 2010）。将适用于有序多态性状及其他性状数据分析的基于距离的方法进行推广（Podani & Schmera 2006；Laliberté & Legendre 2010）。

2）基于系统树图的计算方法的发展，这种方法是从谱系多样性方法中修正而来的（Petchey & Gaston 2002，2006，2007；Podani & Schmera 2006，2007；Mouchet et al. 2008；Poos et al. 2009）。

3）基于方差计算方法的扩展，从而包括了性状信息和物种多度（Mason et al. 2003）。

4）测量性状均匀度的新指数的发展（Mouillot 2005；Mason et al. 2005；Villeger et al. 2008）。

5）凸函数的数学方法在性状体积的计算上的应用（Cornwell et al. 2006；Villeger et al. 2008）。

6）发展功能分歧度的概念和测量方法，这种方法度量的是不依赖于性状空间体积的最丰富物种极端性状值的偏离程度（Mason et al. 2005；Villeger et al. 2008）。

7）独立于物种丰富度的“图-理论”指数的发展（Ricotta & Moretti 2008）。

8）可以作为生态系统功能的指示的一些功能多样性指数的检验（如 Petchey & Gaston 2004；Díza et al. 2007）。

13.2　研究现状

13.2.1　概述

我们总结了在三个准则下不同性状多样性的测量方法（表 13.1）。第一个准则是：这个指数是基于物种的出现还是基于物种多度。第二个准则是指数的维度，即处理的性状是一维的，还是多维的（性状空间）。我们必须认识到性状多样性，即使是在定量性状数据缺失的情况下，也可以通过利用一个原始的功能分类模式或者谱系相关性指数来估计。第三个准则平行于多样性、丰富度和均匀度的概念（参考 Mason et al. 2005 及 Villéger et al. 2008）。对应于物种丰富度，性状多样性指数只是基于种类和出现，所以它们关注性状空间占用的量或利用率。对应于多样性指数，性状多样性指数利用了多度的信息来给出每个种类对多样性的贡献权重。对应于均匀度的概念，性状多样性指数关注性状空间中物种间的均匀性或者规律性，但是它们也可以包含多度的均匀度。更进一步的性状多样性与分类学上的多样性没有简单的对应关系。这些指数测量了一类相似的种类在性状空间上的聚集程度，最初是用来表述与种类共存有关的限制性相似性原理（Ricklefs & Travis 1980）。这个想法进一步发展为一种测量指标，度量的是最重要也最丰富的种，同时能够控制着全部占居性状空间体积的可能性（Mason et al 2005；Villéger et al. 2008）。

13.2.2　性状与功能多样性指数

当仅有一种分类单元时，功能多样性一般等于 0。如果性状数据是针对个体的而不是分类单元时，情况并不一定这样。下面介绍的大多数指数仅需要有两个

分类单元计算一个不等于 0 的指数。另一些指数（α_{MST}、*FDiv*、*FEve*）则需要三个分类单元，*CHV* 指数需要不同的分类单元数，这取决于性状的数量。在计算以下提到的指数的时候可以使用 R 语言程序中的 FD 包和 R 资源代码，可以从不少作者的网页中获得。

表 13.1　性状多样性指数的一个通用分类

	仅有的物种	包含多度的
性状丰富度		
	属/种比例	
0 维形状	谱系方法	
	（第 14 章）	
	尺度	
一维性状	变量	
	（片状）峰度	
	最小生成树（*MST*）距离	
	平均距离，*MD*	
	距离之和，*FAD*，*MFAD*	
N 维性状	基于系统树图的 *FD*	
	凸壳体积 *FRic*	
	最小生成树累积斜率，α_{MST}	
性状多样性		
一维性状		基于变量的 *FDvar*
		二次熵，FD_Q
N 维性状		功能分歧度，*FDiv*
		功能分离度，*FDis*
性状均匀度		
一维性状		功能相似性指数，*FRO*
N 维性状	*NND* 均匀度	功能均匀度，*FEve*
性状分散/物种集合密度		
N 维性状	*NND* 平均值	*NND* 平均加权多度

注：任何包含 *N* 个性状维度的计算都可以用单个性状进行处理。从历史上来看，各种指数都是有序的，由最旧的方法开始。有关术语的解释，请参阅这一节的内容。

（1）凸壳体积

凸壳体积 *CHV*［Cornwell 等（2006）；Villéger 等（2008）的 FRic］是共存种类在性状空间内所占的体积（或者在一个二维空间内的面积）。在二维的性状空间上，凸壳是由多边形周长来定义的，而这个多边形周长是由多个极端种类建立起来的，确保整个多边形的表面没有凹形的缺口。这是简单范围的多维情况的版本。

因为，在一个性状的情况下凸壳降维成一个线性范围。如果生物个体落在这个凸壳内部，那么它不会增加总体积或总面积，这个性质使得 *CHV* 指数仅对在已经被占据的性状空间边界顶点的那些极端种类敏感。凸壳体积可以被延伸到任意性状维度上，但是这种计算并不琐碎。*CHV* 对性状单元敏感，但是 Cornwell 等（2006）发现，当需要比较丰富度和性状多样性有差异的群落时，三个尺度调整程序是具较高可信度的（$r>0.93$）。使用 *CHV* 的一个严格限制条件是 T 个性状的分析应至少有 $T+1$ 个种类，否则这个体积为 0（我们需要 2 个点去定义一个距离，3 个点去定义一个面积，4 个点去定义一个三维空间等）。*CHV* 没有一个简单的公式。

（2）基于系统树的指数

有关功能多样性-生态系统功能研究的文献表明，功能多样性测量指数存在明显缺陷。为解决这个问题，采用谱系多样性（系统发生多样性）测量工具（第 14 章），开发了基于系统树的指数 *FD*（Faith 1992；Petchey & Gaston 2002）。在最初的公式中（Petchey & Gaston 2002），系统树是基于每个样本的性状距离矩阵，分枝的总长度是求和得到的。因此从某种程度上来说，这种方法与 MST 很相似，但是又具有聚类步骤和不同的求和过程。为了使这个指数方法与谱系多样性指数更加相似，Petchey 和 Gaston（2006）进一步将其修正（*PD*，第 14 章）。在这个修正的 *FD* 中，系统树对应于物种库，而且分枝的总长度是对所有现存物种的求和。

由于系统树指数与丰富度表现出线性关系（即它们都不需要满足单调准则；Ricotta 2005），它们对性状单元很敏感。

由于基于系统树方法需要选择一个距离方法和聚类方法，因此有不少针对不同方法敏感性的讨论（Petchey & Gaston 2006，2007；Mouchet et al. 2008；Poos et al. 2009）。如果数据包含了高的丰富度和性状多样性，不同方法都是相当可靠的（Petchey & Gaston 2006）。然而，如果性状数据不连续，或者在比较具有相同物种数的群落时，那么这些方法看起来就不是那么可靠了（Podani & Schmera 2006，2007；Poos et al. 2009），此时我们就应该谨慎了。最佳的聚类方法不能事先定义，因此一个最好的实践可能是使用距离和聚类方法的不同组合来建立一致的系统树，并且这个最初的和最后得出的系统树应该再拿来比较它们的一致性，看一下是否有单一的、最好的方法（详情请参考 Mouchet et al. 2008）。或者，你可以视各种组合的 *FD* 指标为潜变量的多个指数。这也没有一个直接的数学公式。

（3）功能分离度

功能分离度（*FDis*，Anderson et al. 2006；Laliberté & Legendre 2010）测量了性状空间上各个群落到中心点的平均距离，权重为相对多度。从概念上来看，尽管计算方法不一样，但它与 *FDQ*、*FDvar* 和 *FDiv* 是相似的。*FDis* 与 *FDQ* 具有显

著正相关性（r=0.96），基于随机数据，它与 *FDiv* 间存在一种三角极限函数关系（即 *FDis* 的上限是随着 *FDiv* 的增加而增加的）(Laliberté & Legendre 2010)。这里有一个需要注意的地方，如果没有利用多度信息，那么 *FDis* 显著性检验可由多元分离度的同质性来决定（详见 Anderson et al. 2006；Laliberté & Shipley 2009）。

计算包括以下步骤：加权的中心值由向量 c 来表示，向量 c 是 a 用多度加权的平均性状值，第 i 个物种有 k 个性状：

$$c = [c_k] = \frac{\sum_{i=1}^{S} a_i t_{ik}}{\sum_{i=1}^{S} a_i}$$

$$FDis = \frac{\sum_{i=1}^{S} a_i z_i}{\sum_{i=1}^{S} a_i}$$

那么 *FDis* 是每个物种到加权平均中心的加权的平均距离 z。

（4）功能分歧度

功能分歧度（*FDiv*，Villéger et al. 2008）是基于方差 FD_{var} 的概念，并扩展到多维空间上，将指数标准化，它是独立于性状空间占居量（*CHV*）和功能均匀度（*FEve*）的指数。它描述的是一个程度，是在性状空间上，那些多度最大的分类单元对群落中心的远近程度。凸壳体周长上的物种的加权中心（近似等于所有分类群的加权中心，*FDis*）已采用平均距离作了标准化处理。当多度最大的物种具有极端性状值的时候，*FDiv* 会很高（即它们是凸壳体的顶点，占居了性状空间的周边位置等）。尽管这对其他性状多样性的计算来说也是常见的（如 *FDis*、FD_{var} 和 FD_{Q}），由于标准化后的 *FDiv* 独立于性状体积，因此量化了性状多样性。计算时至少需要三个分类群。

计算需要以下步骤。第一，群落的中心仅由在凸壳边界出现的 V 分类群来确定。中心 G 被定义为 k 个性状中每个性状的平均值所构成的向量（G=g_1，g_2，…，g_k）来表示：

$$g_k = \frac{1}{V}\sum_{i=1}^{V} t_{i,k}$$

式中，$t_{i,k}$是种类 i 的性状 k 的值，V 是凸壳边界的物种数（即顶点数）。如果性状数量大于分类单元数+1（即 T>S+1），那么所有的分类群（种类）都在顶点上，并且用 V 代替了 S。

对每个物种来讲，到中心的距离是通过欧氏距离来估计的（见框 13.1），那么它的平均值可以这样来计算：

$$dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^{T}(t_{i,k} - g_k)^2}$$

$$\overline{dG} = \frac{1}{S}\sum_{i=1}^{S} dG_i$$

基于以上公式，计算了两个参数。每个种类到中心的距离与平均距离到中心的距离之间的多度加权差异值：

$$\Delta d = \sum_{i=1}^{s} p_i(dG_i - \overline{dG})$$

需要注意的是，相对于群落的平均值，当有丰富的种类，到中心距离较大时，Δd值会很大。总的加权差异值的求和公式为

$$\Delta|d| = \sum_{i=1}^{s} p_i|dG_i - \overline{dG}|$$

最后，

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}}$$

因此，那些常见种分布在群落性状空间的周边上，*FDiv* 是以它们的相对多度p_i为权重的距离。对于Δd，其最大可能值为$\overline{dG}$，所以用它的最大值对Δd标准化，使得 *FDiv* 的最大值为 1。如果所有的种与中心位置的距离都是相等的（因此所有的样点都在周边的位置上，在凸壳平面上成为顶点）并且都具有相同的多度，那么 *FDiv* 等于 1。这样的情况仅仅会发生在当物种被安置在与中心位置等距离的时候，不管它们之间的距离如何。*FDiv* 独立于物种丰富度和性状单元（trait unit），但是要注意的是，性状数据仍然需要尺度调整。当少于 3 个分类群的时候，指数的含义和使用存在问题。当更多的种类位于周边位置的顶点上时，*FDiv* 便会增加，因此如果性状数高于种类数量，*FDiv* 就会随着丰富度的增加而增加，这是因为所有的种类都会成为凸壳上的顶点，直到 *S*+1=*T*。

（5）功能均匀度

功能均匀度（*FEve*，Villéger et al. 2008）结合了性状空间上的物种间隔的均匀度和物种相对多度的均匀度。它测度了 MST 分枝的长度加权后的一致性问题，这个加权是通过对每个分枝末端的两个物种的相对多度求和来计算的。如果所有物种都具有相同的多度和分枝长度，那么这个指标等于 1，而当这两个条件中的任何一个的不均匀性增加时，这个指标会降低并趋向于 0。这个指标与邻近距离标准差的计算不同，因为它采用 MST，而不是最邻近距离。它真实地衡量了性状空间上间隔的规律性，而不是物种空间集聚的规则性。如果你想要用多度均匀度来估计性状均匀度的话（下面我们会提供一个简化的方法），那么即使在没有多度信息 *FEve* 时也可以使用。它独立于物种丰富度和性状多样性指数，如 CHV 或者 MST 等性状多样性。*FEve* 不适用于少于 3 个物种的群落，因为如果想要评估一个空间模式的规律时，是需要 3 个点的，就像用 3 个点来定义一个平面一样。或者说，有人可能采用这个指数并得出结论：一个少于 3 个物种的群落具有很好的均匀度（这是因为在性状空间上，2 个物种的距离是没有变化的）。这个时候在解释这些值的时候要特别注意，因为它们中的一部分是无意义的。

FEve 可以利用 MST 来计算，其中 $l_{i,j}$ 是物种 *i* 到物种 *j* 的分枝的长度，*S* 是物种数，*p* 是相对多度：

$$FEve = \frac{\sum_{l=1}^{S-1} min\left(\frac{EW_l}{\sum_{l=1}^{S-1} EW_l}, \ \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

其中，
$$EW_l = \frac{l_{i,j}}{p_i + p_j}$$

在没有多度数据的情况下，公式便可以简化成：

$$FEve^* = \frac{\sum_{i=1}^{s-1} \min\left(\frac{l_{i,j}}{MST}, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

用丰富度减 1 的倒数来标准化的理由有两个。首先，在具有极其均匀的多度和空间间隔的情况下，最小值总是等于 1/（*S*−1），从而使得这个指数的最大值为 1。其次，在不是完全均匀的情况下，它反映了一个偏差，这个偏差是由于存在一种情况，其最小值小于或等于 1/（*S*−1）［详见 Villéger 等（2008）所引 Bulla（1994）］。实际上，标准化过程可能会使这个量趋于增加；当群落均匀度下降时，*FEve* 小于 1。

（6）平均距离

共存的物种（分类单元）的平均距离（MD，Weiher et al. 1998；Heemsbergen et al. 2004）计算了各分类单元间的平均差异度，是性状体积的一个简化估计。平均距离类似于平均谱系距离（MPD；第 14 章）。它对距离测度、性状单元和性状数十分敏感。将具有中等性状值的分类群加入到群落中时，平均距离会下降。当它们被剔除或灭绝时，平均距离将增加。这意味着 MD 指数满足单调原则（Ricotta 2005），这个原则是指在增加那些具有在功能性上新组合的物种时导致性状多样性的增加，或者说至少保持不变。当将所有分类单元都具有极端性状值的群落与所有分类单元都具有中等性状值的群落相比较时，这种情况最为明显：

$$MD = \frac{2!(S-2)!}{S!} \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^{S} d_{ij}$$

式中，S 是丰富度，d_{ij} 是物种 i 和物种 j 间的距离。

（7）最小生成树

最小生成树（MST，Ricklefs & Travis 1980；Moulton & Pimm 1987）是指最小递归树的长度（即没有循环），这个树连接了性状空间上的所有物种（即最短“连接点”的距离）。MST 是范围的多维度形式，因为对单个性状而言，它简化为性状的范围。位于中间的物种并不增加总的长度，实际上 MST 是随着物种丰富度线性增加的，即使随机群落也是如此（Ricotta & Moretti 2008；αMST）。从概念上看，MST 指数与系统树图方法（FD）很相似，但是它更简单，因为它不需要对点分组和重新计算长度。MST 对距离的测度、性状单元和性状数量都十分敏感。

（8）二次熵

二次熵（FD_Q，Rao 1982；Shimitani 2001；Botta-Dukát 2005）是性状空间中成对物种之间距离的和，以相对多度为权重。加权因子是所选择的每个物种的个体联合概率。从概念上看，FD_Q 是以多度为权重的平均距离。由相对多度对每个距离加权意味着 FD_Q 值会随着多度最大的种类具有极端性状而增加。

FD_Q 与加权平均的系统发生距离（MPD；第 14 章）相似。FD_Q 独立于性状的数量，但它对性状的尺度敏感。它随着中间等级的种类增加而下降，随着中间分类单元的剔除而增加，尤其是当中间等级的分类单元具有极端性状值的时候（Pavoine et al. 2005a）：

$$FD_Q = \sum_{i=1}^{s-1} \sum_{j=i+1}^{s} d_{ij} p_i p_j$$

式中，d_{ij} 代表物种 i 和物种 j 之间的距离，p 代表相对多度。

Botta-Dukát（2005）建议采用每个性状的平均距离（欧氏距离或 Manhattan 距离）除以性状数：

$$d_{i,j} = \frac{1}{T} \sum_{k=1}^{T} \sqrt{(t_{i,k} - t_{j,k})^2}$$

$$d_{i,j} = \frac{1}{T} \sum_{k=1}^{T} \left| t_{i,k} - t_{j,k} \right|$$

在这个公式中，距离总是 Manhattan 距离。或者采用欧氏距离除以最大距离：

$$d_{i,j} = \frac{1}{\sqrt{T}} \sqrt{\sum_{k=1}^{T} (t_{i,k} - t_{j,k})^2}$$

在实际计算中，确保 FD_Q 最大值为 1 这个标准化并不是必需的；估计 FD_Q 时可以更简单地使用欧氏距离。采用以下数据，两种方法是显著相关的（r=0.97）。然而，用欧式距离计算 FD_Q 平均值的时候，当分类群的多度均匀，且每个类群位于物种库性状空间的周边上时，它得到一个最大值［Pavoine 等（2005a），近似于 FDiv 和 Feve］。除此之外，FD_Q 的表现依赖于对距离测量的方法（Shimitani 2001）。Pavoine 等（2005a）认为应该使用超测量的距离矩阵（即从系统树分析得来的距离矩阵，就像 MST 一样），因为当所有分类单元被包括时，FD_Q 将被最大化。这个方法可避免当一些分类单元被剔除后所引起的功能多样性增加而带来的一些潜在问题。

如果所有的分类群完全不同（即所有 d_{ij}=1）那么，FD_Q 将减小到成为辛普森多样性指数。如果所有分类群具有相同的多度（或者没有相关的多度信息），那么 FD_Q 将减小到 FAD/S^2。如果没有多度信息，最好简单地使用 MD。

（9）物种聚集的最邻近指数

物种聚集的最邻近指数包括：度量物种聚集密度的最邻近指数均值（meanNND，Ricklefs & Travis 1980）、度量物种聚集规律性的最邻近指数标准偏差（sdNND，Ricklefs & Travis 1980）和度量物种聚集均匀度的指数（evenNND）。这些指数已

经用于评价那些共存种类相似性的限制是否一致。根据群落内平均相似性限制，最邻近指数均值可用于评估性状离差水平。具有高性状离差的群落同样具有较高的性状多样性。最邻近指数均值也可以用来计算多度加权的平均值（可参考第14 章）。物种聚集的规律性（sdNND）由在性状空间内共存种类间的最邻近距离的标准偏差来测度。小的 sdNND 表明性状空间中物种间隔的规律性或者均匀度。这个方法直接借用了空间模式研究方法。这些方法与 *FEve* 不同，后者仅考虑了近距离 NND。因此，sdNND 测度了物种聚集的均匀度，而不是性状空间利用的均匀度。尽管这看起来是细微的差别，但是当使用 NND 指数时，物种在性状空间的分布中出现任何大的间隙都被忽略了。

如果我们应用功能均匀度的数值方法计算最邻近距离的均匀度，那么这个指数具有相似的性质（即独立于所占居的性状空间和物种丰富度），则它应该是对简单的 NND 标准差的改进：

$$evenNND = \frac{\sum_{i=1}^{S} \min\left(\frac{NND_i}{\sum_{i=1}^{S} NND_i}, \frac{1}{S}\right) - \frac{1}{S}}{1 - \frac{1}{S}}$$

式中，我们用物种数的倒数进行标准化，是因为每个物种都具有一个最近的近邻。

（10）MST 累积曲线的斜率

MST 累积曲线的斜率（α_{MST}，Ricotta & Moretti 2008）描述了将 MST 枝长从小到大排列后，其长度随分类群的添加而增加的程度。基于系统树指数的总长度，如 MST 和 FD_{PG}，具有随物种丰富度明显增加的趋势。增长率是物种等级的函数，它控制着物种丰富度的变化，因为它仅测量 MST 随枝长等级增加的程度。这个指数独立于物种丰富度。其较低的值预示着高的功能冗余度和具有较低的功能多样性。

如果要计算 α_{MST}，将 MST 枝从小到大分级，然后计算每一等级下的累积长度。然后 α_{MST} 可以根据累积的枝长度间的关系的斜率来计算，在对数标尺上分级：

$$cbl = c\left(\text{Rank}_{branch,\ length}\right)^{\alpha}$$

式中，*cbl* 是 MST 在第一次对枝长从小到大分级后，每级上的累积长度。

（11）功能属性多样性或者距离总和及分类性状状态数

功能属性多样性或者距离总和（*FAD*，Walker et al. 1999）及分类性状状态数（*T*，Mayfield et al. 2005）是在性状空间上共存种类间距离的总和，但是修正后的功能属性多样性指数（*MFAD*，Schmmera et al. 2009）是用功能上独特的类群数量对 *FAD* 进行标准化。*FAD* 与系统发生距离总和相似（*SPD*；第 14 章）。一般情况下，不推荐使用 *FAD*，因为它确实需要满足两个标准，增加一个相同的分类单元，或者如果一个分类单元被分割成两个相同的分类单元，功能多样性不增加（Weitzman 1992；Mason et al. 2003，2005）。这使得 *FAD* 与物种丰富度密切相关。

为了阐明这一点，发展出修正的 *FAD*（*MFAD*，Schmera et al. 2009）。这个方法第一次将具有相同性状值的类群组合在一个功能单元中，而每个独特的分类单元都被认为是一个功能单元。功能单元间的距离由功能单元数（*F*）进行标准化。这使得 *MFAD* 与平均距离相似，但是通过组合来剔除那些功能上相似的分类群（具有 0 距离）的值来改进。它也可经过针对性设计以便分析名义性状变量：

$$FAD = \sum_{i=1}^{S-1}\sum_{j=i+1}^{S} d_{ij}$$

式中，d_{ij} 是物种 i 和 j 间的距离。

$$MFAD = \frac{1}{F}\sum_{i=1}^{F-1}\sum_{j=i+1}^{F} d_{i,j}$$

式中，$d_{i,j}$ 是独特功能单元间的距离。如果分类单元被分配到功能组，那么 *FAD* 是功能组的数量。

Schmaera 等（2009）建议使用 Marczewski-Steinhaus 距离：

$$d_{i,j} = \frac{\sum_{k=1}^{T}|t_{ik}-t_{jk}|}{\sum_{k=1}^{T}\max(t_{ik},t_{jk})}$$

或者 Canberra 距离。他们发现 *MFAD* 很好地展示了人工生成和实际观察的数据，在这些数据中性状是名义上的、有序的或者是模糊的变量。他们的分类单元具有一个明显的功能冗余量，所以对那些连续的性状（没有或很少冗余）进行的计算过程不是十分清楚，且对 *MFAD* 表现如何也不清楚。

当处理类型性状时，Mayfield 等（2005）使用了一个与 *FAD* 相似的方法。他们利用类型性状状态的数量描述了一个具有 6 个性状的群落，每一个性状都具有 13 个状态。该方法在本质上是单变量的，其简单地对 6 个性状中的性状状态求和（即 *FAD*），而不是采用多元距离方法，多元距离方法考虑了性状状态的特有组合的数目。他们发现，性状状态的数量与物种丰富度的相关性并不强，或者没有明显的证据说明，性状状态数随着物种丰富度的增加迅速达到饱和。

（12）基于方差的功能多样性

基于方差的功能多样性 FD_{var}（Mason et al. 2003，2005；Lepš et al. 2006；de Bello et al. 2009）定义为观测性状的平方并以多度为权重的和，因此它与加权的方差计算很相似。该方法一定要先应用于每一个性状，再对性状求和或者计算均值。由于使用对数，性状值必须大于 0。像其他一些指数，FD_{var} 也会随着中等物种的多度增加而减小至零。

如果有 S 个物种，具有相对多度 p 值，那么一个性状的 t 值为

$$FD_{\text{var}} = \frac{2}{\pi\arctan\left[5\sum_{i=1}^{S}p_i\left(\ln t_i - \bar{t}_{aw.\ln}\right)\right]}$$

$$\bar{t}_{aw.\ln} = \sum_{i=1}^{S}p_i\ln t_i$$

式中，$\bar{t}_{aw.\ln}$ 为以多度为权重的性状对数平均值。

求和处理有助于将指数的范围定义在0～1（Mason et al. 2003）。或者，以多度为权重的方差可以不进行标准化（Lepš et al. 2006；de Bello et al. 2009）：

$$FD_{\text{var.2}} = \sum_{i=1}^{S} p_i (t_i - \bar{t}_{aw})^2$$
$$\bar{t}_{aw} = \sum_{i=1}^{S} p_i \, t_i$$

13.2.3 性状多样性的组分解析

（1）种内及种间的性状多样性组分

这个方法是依据方差分析，计算分类群之间及分类群内的性状值的方差，包括性状的种内方差：

$$s_{among}^2 = \sum_{i=1}^{S} p_i (t_i - \bar{t})^2$$
$$\bar{t} = \sum_{i=1}^{S} p_i \, t_i$$

式中，t_i是指物种 i 的平均性状值，p是物种的相对多度，那么，

$$s_{within}^2 = \sum_{i=1}^{s} p_i \, s_i^2$$

式中，s^2是类群内的性状值的方差（Lepš et al. 2006）。那么分类群间及分类群内的方差之和可以用作性状多样性的测度，方差的组成添加了另一个水平上的细节。

（2）群落内（α）和群落间（β）的性状多样性

根据 Whittaker 提出的 α 多样性、β 多样性和 γ 多样性的概念（见第 6 章），它可以同时评价群落内的 α 性状多样性和群落间的周转程度（β）。这种分解可以通过加和（$\gamma=\alpha+\beta$）或者相乘（$\gamma=\alpha\times\beta$）。γ 是由所采集到的物种性状多样性及其全部的相对多度决定的。根据物种和性状来比较 α 和 γ 的相对贡献是有启发作用的。例如，de Bello 等（2009）发现，α 性状多样性可以较基于物种丰富度的多样性更好地解释 γ 指数，那是因为这个物种库具有较高的功能冗余。

13.2.4 方法的问题

（1）性状：选择和测量

本节没有对此进行详细回顾，无论这些性状是对群落构建有约束限制，还是影响生态系统过程或者其他方面的作用，主要目的是研究那些对我们所关心的问题有意义的物种或分类群的功能性状。一种方法是先确定限制物种行为的主要影响，再确定理想化的属性及其相关的可测量的表型。例如，对于植物来说，主要限制因素包括扩散、建群和持续性，可识别出的种子质量、叶效率性状和植株的高度可以作为最小核心性状集，同时其他一些附加的关键性状已经被识别（Westoby 1999；Weiher et al. 1999；Cornelissen et al. 2003）。如果这些问题与生态系统功能相关，那么就会关注一组性状。第二种方法关注在更广泛意义上与那些生活史和资源获取有关的性状，包括移动性的生态形态、摄食结构、资源利

用（如 Ben-Moshe et al. 2001；Lamouroux et al. 2004；Poff et al. 2006；Gurd 2007）。对于动物来说，这些性状包括体长、口器的大小和形状、特殊的摄食结构（如哺乳动物的牙齿结构、鸟类的喙、部分节肢动物的附肢）、运动的生态形态（如体型、翅膀的大小和形状）、动物习性（如黄昏活动、夜行、休眠或迁移）、生活史（如胎次、繁殖力、卵大小）。有些作者已经利用食用的猎物/营养级作为性状，这些性状实际上度量了功能作用和生态位。相似地，有的使用生境亲和力（habitat affinity），即使这并不是一个性状，但是度量了实际生态位大小。

当使用连续的性状时，经常使用物种平均值，即使人们普遍意识到连续的功能性状具有较大的种内变异性。使用物种平均值是基于观察的结果，即随着时间和空间采样，功能性状的物种排序往往是一致的（如 Garnier et al. 2001），而种间的差异往往大于种内的差异。例如，Kraft 和 Ackerly（2009）报道种内的叶面积出现了 1.7 倍的变化，而在种间则出现了 9 倍。已经提出了几种处理种内性状变异的方法。第一种方法是测量每一个样本或者每一个个体的连续性状（如 Cianciaruso et al. 2009）。第二种方法是利用性状值的变异度估计重叠程度，这样就利用重叠作为距离的互补（参考 1.4.3 部分，或 Mason et al. 2003；Lepš et al. 2006）。第三种方法是利用种内的变异度作为生态位幅度的指示（如 Violle & Jiang 2009），或者作为一个性状。从概念上说，种内性状变异是不确定的，因为它是由多个因子共同作用的结果（如基因型的变异、表型的可塑性、对环境的适应性，以及个体发育），同时存在测量误差和背景噪声。当估计性状方差时需要十分谨慎（因为性状数据是被随机采集的，或者是均匀地分布在分类群上的，一些重复采样方法应该用于方差的估计，如 Rust & Rao 1996）。

（2）性状的量纲和独立性

当我们计算性状多样性的时候，对性状数据进行标准化是十分重要的，因为性状是由不同的单位来测量的，这意味着它们具有多个范围和方差。目前，针对这个问题还没有形成一个简单的共识。一种解决方法是对定量性状数据进行 z 转换（减去平均值并除以标准差）。当我们在同一研究中比较样本间的性状多样性的时候，该方法是合适的，因为它给了每一个性状相同的权重，可消除测量单位不同所产生的影响。然而，当用标准差对性状进行标准化时，就会出现以标准差为单位导致的效应，所以说它就不能用于不同研究项目之间性状多样性的比较（除非这个性状具有相同的方差，当然这个也是极不可能的）。进一步说，如果一些性状不是连续的变量，那么用标准差进行标准化就没有意义了（Podani & Schmera 2006）。另一种方法是对连续性状进行对数转换。这种转换下保持性状的单位相同，但一个单位代表 10 倍的变化。它可能不会改变性状的范围和方差上的差异，这些性状在贡献上也不等同，但是当一个性状范围超过数量级时对数转换会很有帮助，而其他方法则做不到。

解决这个问题的一个方法是先减去最小值再用变化范围进行标准化，所以这个性状被表示成整个观察范围的相对比例。这是 Gower 距离计算采用的标准化方法（如 Podani & Schmera 2006），同样可以用于其他问题（Botta-Dukát 2005；Mason et al. 2005；Grace 2006）。相对范围是由观察数据点来定义的（即观察到的最小值和最大值），最合适或者最理想的数据是全球范围的数据。然而，全球范围的数据存在极端性状的问题，这样的性状值对一个具体的研究来说意义有限（例如，哺乳动物有个体大小最大超过 30m 的个体，单位面积的叶子质量最大超过 $1400g/m^2$）。对于一些性状来说，有必要了解整个性状的最大值和最小值（如高或体长），但是对于那些不常见的性状来说，它会有助于你建立一个明确的物理边界（例如，根据定义，叶片干物质含量（比例）必须大于 0，但小于 100，但是我们不知道绝对物理上限）。

然而，这并不消除那些不互相独立和测量了相似功能或属性的冗余性状。例如，一些功能形态和生理生态上的测量指标与个体大小有内在的密切关系（Brown & West 2000），而一些更细微的细节，甚至一些单个器官的功能性状，如树叶面积、树叶干重含量、叶面厚度和大小，这些性状或多或少都存在一定的相关性（Wright et al. 2004）。如果使用了那些相关的功能指标，那么相对其他功能而言，这些功能或者性状就会有过高的权重。一种解决方法是降低相关性状的权重或者剔除一些性状（Pavoine et al. 2009），这样的话对于那些功能相关的性状来说，它们的总长度或者权重将会是 1，或者与其他性状的权重相等。

一个更加一般性的方法是通过利用主成分分析（PCA）或者主坐标分析（PCoA）来重新处理性状坐标轴。这会产生数量相等的正交性状坐标轴，但如果 PCA 是基于相关性的话，主成分以无意义的标准差为单位。如果这个性状首先标准化到相对范围，那么性状是通过协方差而不是相关性进行主成分分析的话，主成分是不相关且唯一的，但它们会保留其单位（性状范围比例）。不同的是，PC_OA 则可以采用任意距离测度。

尽管我们应该谨慎地使用冗余或相关的性状，但没有必要回避它们。Lepš 等（2006）发现，相关的性状也并不一定会导致性状多样性的相关性。他们对此做出了解释，认为由于物理上的约束，性状可以是相关的，但是其相关的生态过程是不同的。例如，后代大小和繁殖力趋于负相关，因为这是一个基本的权衡，但是它们关联着不同的生态学过程（如生存和扩散 vs 繁殖产量）。因此利用（包含）这些关联性状来理解生态过程是十分重要的。

（3）距离/相异度方法

欧氏距离经常被用于测量性状空间上分类单元间的距离，只需要性状数据是定量的、连续的。然而，如果性状数据是有序的，二项式或名义上的（如有翅膀或者没翅膀的），模糊的（如一些动物偶尔是肉食性的，但是大多数情况并非如此），

或者循环的（如每年每月的生物气候变化），那么欧式距离就没有意义了。另外，这样的数据不能进行 z 转换。一个解决办法就是利用 Gower 距离 GD（Podani 2005；Pavoine et al. 2009）。

将性状调整为相对范围后，Gower 距离是性状间的 Manhattan 指数。相对范围（R_k）可以由观测的性状值的范围，或区域性或全球观测的范围来定义：

$$z_{i,k} = t_{i,k}/R_k$$

$$GD_{i,j} = \frac{1}{T}\sum_{K=1}^{T}|Z_{i,k} - Z_{j,k}|$$

Gower 距离可以通过对每一个性状进行加权而一般化。可用 R 语言中软件 FD 中的函数 gowdis 进行计算。

匹配相异度（MD）是一个估计生态位重叠的距离方法，估计两个分类单元间性状值分布上的重叠度（Mason et al. 2003；Lepš et al. 2006）：

$$MD_{i,j} = 1 - \left(\frac{1}{T}\sum_{k=1}^{T} O_{i,j}\right)$$

对于那些没有种内差异的定性的或者二项式的性状，MD 与 Gower 距离是一样的。对于定量的性状，可以对成对共存的分类单元每一个性状功能的密度函数上存在的重叠度计算来估计。Lepš 等（2006）建议以平均性状和标准偏差的正态分布近似地计算重叠度。任何没有重叠的成对物种，MD=1，所以当使用这个指数时会有大量的距离信息丢失。应考虑采用匹配相异度将其他距离指数的权重下调，下调量为重叠度。例如：

$$ED_{i,j}^{O} = ED_{i,j} \times MD_{i,j}$$

（4）稀疏化

当对生物有机体进行不完全采样时，存在样本大小差异或者采样点空间设置差异，生物多样性指数的选择是有偏差的，很难用于彼此间的比较（见第 2 章）。对于计算的或自举估计的无偏生物多样性指数，可采用稀疏化方法（见第 4 章）。稀疏化方法在处理清查的数据时通常不是十分必要，如在小的面积上固着的有机体的 α 多样性。然而，在较大的空间粒度上，当组合多个样本估计多样性时，以及组合的样本具有不同样本点设置，或者当对移动的动物进行采样时，稀疏化就显得十分必要了。

Walker 等（2008）建议对性状多样性进行稀疏化。他们描述了对具有 *n* 个个体的随机样本或 *m* 个样本单元生成物种清单的 4 种算法。Gotelli 和 Colwell（第 4 章）认为利用基于样本的算法，并对样本数量进行调整。Walker 等（2008）的研究表明，稀疏化是如何有助于确定功能多样性随时间发生的无偏差的变化，以及如何有助于显示灭绝物种在功能上是冗余的。

（5）多度不等

任何包含多度信息的指数均对多度测量的方法十分敏感。均匀度指数是极其

敏感的（见第 5 章）。不能对采用不同多度单位的多样性指数进行比较。采用对中等和最低频率数据的覆盖度估计，基于生物量的多度值具有一个普遍的趋势，那就是最大值与最小值的差异更大（Lepš et al. 2006）。这意味着与其他计算方法相比，基于生物量的指数偏向于较低的多样性和均匀度。

（6）性状多样性的有效数转换

如果丢失了一半的性状多样性，那么这个指数应该也被减半。性状丰富度指数（CHV、FD、MST）将证实这个事实。然而，当使用了多度信息，它也经常被转换或者重新以某种方式组合，这种组合就会扭曲对指数的解读（Jost 2006）。一个解决办法是将这个指数转换成“等价数值”（Jost 2006），如 FD_Q，已经进行了这样的处理，因为当每个物种间的距离为 1 时，FD_Q 简化为辛普森多样性指数，所以更多的工作应当是用来解决其他指数的评估问题。

13.2.5 概念上的问题

（1）功能多样性指数是否为一个统一的潜在变量？

关于功能多样性的一个重要的问题为，是否存在一个最优指数。对此，已经有了不少关于哪个测量指数和方法最为理想的讨论。在最新的文献中，已经强调通过功能多样性的测量来理解其对生态功能的潜在影响，但更早的研究兴趣是环境的筛选和群落相互作用对群落组成的潜在影响（即组装规则）。我们应该尽一切努力使我们的目标透明化，并接受这样的观点，即根据手头的问题，性状多样性的不同测量方法可能或多或少具有说服力。虽然如此，我们应该考虑，不同的指数是否本质上具有相同的概念构造。

性状多样性是一个概念属性，我们并不能直接去测量它（如温度），但是我们需要用一个或多个概念性指数间接地进行测量。这样就提出了一个可靠性的问题：它是否是事实上的单一的潜在变量，或者多个指数确实是测量它的不同方面。为了验证这个问题，我利用主成分分析去评估指数间的相关性结构。我采用来自一块实验草地上的数据，5241m^2 样方，种类丰富度为 3～15，66 种植物种类，两个独立功能性状，高度和数值调整到 0 和 1 之间的树叶干重含量（为了避免 CHV 出现 0 值），人工生成的数据（3 和 20 之间等概率的随机丰富度，随机的物种多度和 2 个随机性状）计算了这些指数。

在观察的植物群落和人工生成数据中，核心的多样性指数间具有显著的正相关关系（CHV、FAD、FD_1、FD_2、FD_{is}、FD_{var1}、FD_{var2}、FD_Q、MFAD 和 MST）。在两种数据分析中，这些指数在第一主成分上具有相同的负荷，这 16 个指数第一主成分的解释量均超过了 50%的方差（表 13.2）。这意味着在那些对第一主成分具有很高负荷的指数之间 Pearson 相关性很高。在观察的植物群落中，相关系数是

表 13.2　利用观测植物集合和人工数据计算的 16 个物种性状多样性指数的主成分分析（PC 为主成分）

	PC1	PC2	PC3	PC4
植物组合				
标准差	3.06	1.661	1.027	0.96
变化百分比	0.585	0.172	0.066	0.058
累积百分比	0.585	0.757	0.824	0.881
负载指数				
α_{MST}	−0.138	**0.517**		−0.145
CHV	**−0.304**	0.112	−0.116	−0.16
FAD	**−0.293**		**−0.305**	
MFAD	**−0.314**		**−0.246**	
FDis	**−0.285**		0.176	0.176
FDiv		**−0.319**	**0.428**	**−0.629**
FD_{PG1}	**−0.312**		−0.183	
FD_{PG2}	**−0.284**	−0.147	**−0.268**	
FDQ	**−0.293**		**0.323**	0.2
FD_{var1}	**−0.29**		**0.262**	
FD_{var2}	**−0.292**		**0.349**	0.163
FEve	−0.179	−0.151		**0.541**
MD	−0.158	**0.427**		−0.195
MST	**−0.311**		−0.146	−0.135
meanNND	0.144	**0.457**	0.269	
evenNND	−0.105	**−0.395**		0.19
人工数据				
标准差	2.915	1.735	1.233	1.063
变化百分比	0.531	0.188	0.095	0.071
累积百分比	0.531	0.719	0.814	0.885
负载指数				
α_{MST}	−0.228	**0.25**		**−0.461**
CHV	**−0.324**			
FAD	**−0.284**	**−0.264**		
MFAD	**−0.311**	−0.226		
FDis	**−0.285**	**0.318**		0.233
FDiv		**0.252**	0.228	**0.615**
FD_{PG1}	**−0.275**	−0.153		−0.109
FD_{PG2}	**−0.267**	**−0.303**		

续表

	PC1	PC2	PC3	PC4
人工数据				
FDQ	**−0.303**	0.204		0.165
FD_{var1}	**−0.275**	0.175		
FD_{var2}	**−0.268**	**0.318**		0.15
FEve			**−0.66**	**0.281**
MD	−0.16	**0.372**		**−0.288**
MST	**−0.326**	−0.136		−0.136
meanNND	0.18	**0.372**	−0.224	**−0.317**
evenNND			**−0.665**	

注：加粗数据表示贡献大的指数。

0.817，说明它们对性状多样性的测量是很可靠的，但是在人工数据中可靠度要低一点（$\bar{r} = 0.719$）。

PCA 结果表明，性状多样性存在 4 个独特的方面（图 13.1，表 13.2）。在第一主成分上有较大的负荷的核心指数，它们可划分为那些考虑了多度数据和那些处理草地数据时没有第三主成分的，以及那些处理人工数据时没有第二主成分的。这说明，在一个真正的群落中，性状丰富度和性状多样性之间的区别可能没有意义。第二个方面可以被解读为一般的空间化格局，由最邻近指数、平均距离和累积 MST 曲线的斜率所测度。α_{MST}和 MD 之间显著的相关性是我们没有预料到的（观察数据和人工的数据分别为 r=0.80 和 r=0.73）。在草地实验数据中，这些指标与其他指数在第二主成分上分开，而在随机群落数据中它们在第四主成分上分开。第三方面是功能均匀度（*FEve* 和 evenNND）。比起草地的数据（r=0.318），它们在随机数据上具有更加显著的相关关系（r=0.504）。这可能是由多度的随机分配引起的，与真实的数据比较，随机数据有增加均匀度的趋势。功能分歧度（*FDiv*）是性状多样性研究的另一个方面。

（2）性状多样性独立于物种丰富度？我们应该使用一个零模型对此校正？

几乎所有的性状指数在数学上都应该是独立于物种丰富度的，即增加了一个冗余分类单元，或将物种分成两个相等分类单元，不会导致性状多样性的增加。尽管如此，对模拟和真实的数据，物种丰富度和性状多样性存在正相关关系（表 13.3）。在 PC1 上有较高负荷的性状多样性指数与物种丰富度具有显著的正相关关系。在两种数据之间有合理的一致性。其余指数中，只有 meanNND 是与丰富度呈负相关关系的，这有可能是由一个简单约束条件所导致的，这个约束条件就是物种集聚密度会随着丰富度的增加而降低。

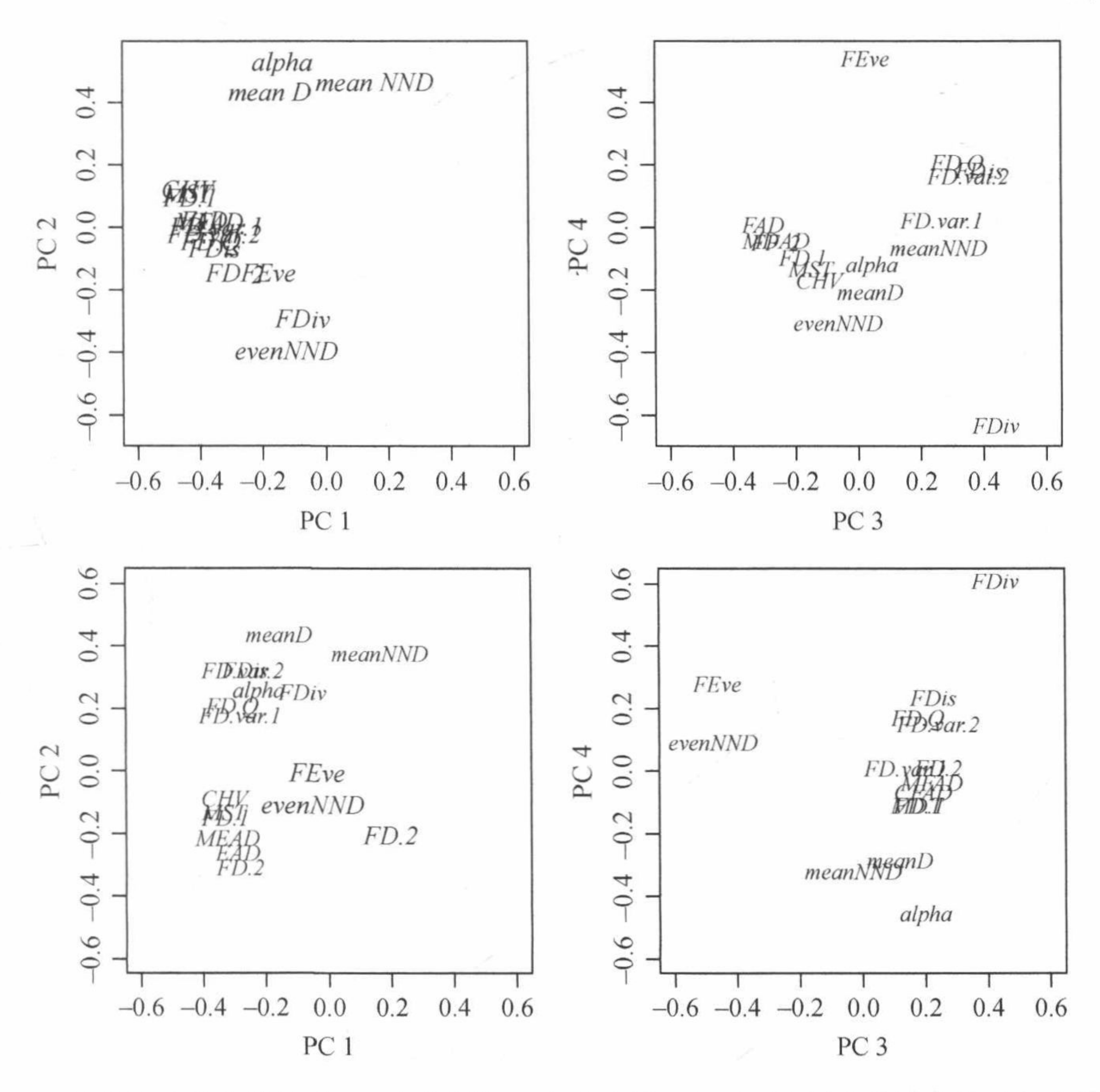


图 13.1　性状和功能多样性的 16 个指标的主成分分析。上面两个图中的排序基于实验草地植物群落中获得的 524 个观测，两个性状被重新调节到范围为 0～1，下面两个图中的排序是基于 400 个模拟的群落，使用了随机组装、随机的多度和两个随机的性状。两个例子在排序中均使用相关性。

表 13.3　观测的植物集群和人工数据的性状多样性指数和物种丰富度的 Pearson 相关系分析

	植物组合	人工数据
α_{MST}	0.226	0.399
CHV	0.847	0.803
FAD	0.954	0.972
MFAD	0.965	0.977
FDis	0.181	0.018
FDiv	0.723	0.363
FD_{PG1}	0.905	0.918
FD_{PG2}	0.954	0.938
FDQ	0.76	0.511

续表

	植物组合	人工数据
FD_{var1}	0.737	0.428
FD_{var2}	0.727	0.365
FEve	0.496	0.121
MD	0.241	<0.001
MST	0.889	0.904
meanNND	−0.613	−0.696
evenNND	0.356	0.195

与物种丰富度相关的重要因素是抽样效应：随着样本大小增加，有可能会出现采集到极端值（如 Huston 1997；Lepš et al. 2006）。基于方差的指数（FDvar）有随着物种丰富度增加的趋势，这基于相同的理由，方差本身会随着样本大小而增加。基于距离的指数（如 FD、MST、MD、FD_Q）的表现是相似的。由于抽样效应，凸壳体积也同样趋于增加。最大的凸壳体积仅发生在丰富度等于或大于 2^T 时，这里 T 是性状的数量，此时每个分类单元都在凸壳体周长上（Villéger et al. 2008）。

Ricklefs 和 Travis（1980）阐述了在性状空间的外围，而不是在性状空间内，性状丰富度和物种丰富度之间的关系。然而这是一个合理的想法，随机群落同样表现出该模式的趋势，说明这是一种内在的数值偏向。这是不少作者建议对观察的性状多样性和在具有独立种类分类的零模型下的预期值进行比较的原因（如 Strong et al. 1984；Villéger et al. 2008；Cornwell et al. 2006）。如果希望比较具有不同物种库的不同区域的性状多样性，或者不同营养级上的两个分类单元，或者那些具有不同的功能性状的物种时，这可能是最重要的。用零模型进行标准化有助于调查群落组装模式［见 Bello 等（2009）］，但还不十分清楚这样的标准化是否会有助于理解性状多样性对生态系统过程的影响。考虑了中性过程后，标准化的性状多样性可以被认为是剩余性状多样性。如果性状多样性本身在因果上对生态系统来说是重要的，那么我们不能期望零模型标准化的指数有意义。或者说，零模型标准化的指数可能更好地捕捉到剩余的互补性，比起那些没有标准化的指数，对生态系统过程更具有预见性。

当以物种丰富度为条件而采用偏相关建立指数间的相关关系时，在草地数据中它们趋于降低。这意味着指数间的相关关系部分是由物种丰富度变化引起的（Poos et al. 2009）。然而，r 平均值下降了仅 0.16，这说明指数间的相关关系很大程度上独立于物种丰富度。FAD 表现出了最大的降低幅度（r 的平均值降低到 −0.41），那样就意味着 FAD 中大约一半的信息是与物种丰富度一样的。

对于人工生成的数据，没有平行变化趋势，相关性变化均值仅为−0.01。这就

意味着当处理那些真实数据时，相较于处理人工数据，指数的可靠性更依赖于物种丰富度的变化。它也支持了 Poos 等（2009）的结论，他们认为当对具有相似的物种丰富度的群落性状多样性进行比较时，我们应该更为谨慎，因为用这些方法测量一个小范围内的生物多样性是不够可靠的。

13.3　展望

13.3.1　建议

（1）没有唯一的最好指数

应从 4 个方面去理解性状多样性的概念：①性状空间的占居量，它采用性状丰富度及性状多样性相关的测量指数（CHV、FD_{is}、FD_{PG}、FD_{Q}、FD_{var}、MFAD、MST）；②功能均匀度；③功能差异性；④物种集聚密度。因为核心指数都是一致的，采用哪种指数可能并不重要，但是一个最佳的方案可能是对它们全部进行计算，最后采用其中最有指导性的。性状多样性和性状丰富度的差异可能是人为的，当使用现存群落数据时，这种差异又显得不是那么重要了。

当使用这些指数时，事先应谨慎考虑。在这一点上，几乎没有什么是真正的标准做法（Petchey et al. 2009）。首先，一个一般化的问题是我们是否应该使用一个全面的多元性状多样性指数，来包含所有可行的性状，或者我们是否应该对每个性状分别进行计算。答案取决于你的目的是什么。如果你的目的是评估性状多样性的量，应尽可能地彻底，那么一个多元指数会更合适。但是，如果你的目的是了解一个群落组装的约束条件，那么性状的逐个分析更有意义（如 Weiher et al. 1998；Cavender-Bares et al. 2004）。与此类似，如果目标是去了解性状多样性对生态系统过程的影响，那么选择其中与特定生态过程相关的部分性状构成应该是最好的方法（如 Lepš et al. 2006）。也可考虑采用系统发生多样性指数（第 14 章），可能会比基于性状的指数对生态系统过程更有预测性（如 Cadotte et al. 2009）。

需要记住，我们也在处理性状和功能多样性，因此没有单个指数被认为是性状多样性或功能多样性的真正定义。性状多样性是一个潜在的变量，它是一个群落的概念属性，它只能通过一个或多个指数间接测量。处理这个潜在变量的重要方法是通过在一个结构方程模拟的框架内对起确定作用的因素进行分析（Grace 2006）。这种方法在逻辑上是可靠的，它采用一组平行的指数中共同的信息对性状多样性进行一般性概括。

（2）用批判的眼光看待指数

FD_Q 是功能多样性中看起来最有吸引力的指数，因为其简洁，结合多度信息，且与辛普森指数和 *MPD* 都对应（见 Leps et al. 2006，第 14 章）。在写这段评论前，

我试图根据基本原理来发展自己的指数。我失望地选择了 FD_Q。*FDis* 也是比较直观的，其提供相似的值。*FDvar* 同样是直观的，但不是真正的多元指数。在概念上，*MD* 与 FD_Q 及其谱系类似指数 *MPD* 是相关联的。当中级分类单元增加时，有时所有这些指数会产生较低的性状多样性。或许这仅是一个理论问题。因为真实数据和人工数据并没有表现出性状多样性会随着丰富度而下降这样的问题。如果想使多样性最大化，就需要谨慎了。在这种情况下，最好参考 Pavoine 等（2005a），并使用一个超度量距离矩阵。

凸壳体积在估计性状空间上由群落所占居的体积时是十分有用的。然而，作为性状多样性或者丰富度的指数，它有三个严重的缺点。第一个缺点是，要求群落的物种数比性状数多一个。这意味着当性状的数量比较多的时候，那些具有较少物种的群落的凸壳体积为零。在这种情况下，我们可以说凸壳体积没有确定，但这只是一种托词而不是解决方法。在几何学中，至少需要 4 个点去定义一个三维体积，所以空间上的三个点不具有体积。因此我们需要面对的一个现实：如果有三个性状，具有三个物种的群落的性状多样性为零。有一种方法可以去避免这种问题，那就是只使用性状数据的第一主成分和第二主成分，因此三个物种的群落可能具有一个二维的多边形面积。这样的话，由两个物种组成的群落体积仍然为零，这时我们必须忽略一些性状信息。第二个缺点是，CHV 会随着物种丰富度的增加而增加，这是由于 CHV 的最大值出现是在物种数为 2^T 时。最后一个缺点是，如果一个分类单元的中级性状值增加时，它的凸壳体积是不会增加的。作为一个性状体积的测量指数是合理的，但是作为一个性状多样性的指数来说，从某种程度上看这是不合适的。这看起来似乎更是观点上的问题，所以我们不应该重视其中一个指数而忽视其他指数。

MST 是基于树图的方法中最具有吸引力的，它可以避免聚类方法所存在的问题。即使这样，$\mathrm{FD_{PG2}}$ 还是与 PD 极其相似。当性状维度大于二维或者三维，且具有较低的物种丰富度时，这些方法可能是对性状空间占居体积进行分析的唯一选择。

（3）了解重要的决策（框 13.1）

框 13.1　计算性状多样性及功能多样性的关键问题和步骤

A. 物种性状数据

a. 哪种性状？

b. 如何测量性状？

连续的、有序的、二项式的或名义上的？这对距离公式选择和性状大

小的调整有重要意义。

c. 一个以上的性状？如是多个性状，需要对性状大小进行尺度上的调节，并通过 PCoA 或者 PCA 去除性状之间的相关性。

i 重新调节相对范围（根据观察到的性状值，将其按照 0 到 1 的性状值范围去调节），或者进行局部或整个范围的 z 转换，或采用一些其他适当方法来处理。

ii 一般来说，不能对有序的、二项的或者多项的性状进行 z 转换。

iii PCoA 表现得更加通用，可以应用于多种距离方法。使用欧式距离，基于协方差的 PCA=PCoA，进行 z 转换后基于协方差的 PCA=基于相关性的 PCA。

B. 物种数据的样本

怎样测量多度？

13.3.2　今后的方向

一些持续讨论的问题依然没有解决。相对来说，我们对性状多样性是怎样随着现实梯度而变化的认识还很少（Swenson & Enquist 2007；Pausas &Verdú 2008；Filippi-Codaccioni et al. 2009）。研究功能的生态学家一直关注于群落平均值的变化（如 Cornwell & Ackerly 2009），或利用独立的对照（即同属物种集合之间一致性的转换，如 Cunningham et al. 1999）来评估功能性状是如何随梯度而发生转变的。从历史上来看，群落生态学家关注一般群落是如何不同于中性群落的，而不是应用梯度方法。如果功能多样性与物种丰富度间不完全相关的话，那么它和物种的丰富性是否受到相同的控制？如果不是，那么是什么在控制它呢？我们应该怎样理解物种丰富度和功能多样性间的内在关系呢？

理解性状多样性与物种丰富度间的关联问题，一个方法是将性状空间占居量当作分类单元数量的简单函数乘以每个类群占据性状空间的平均量：

$$Richness_{trait} \approx Richness_{species} \times meanNND$$

这个方法可能是有用的，因为我们明确地将 MST 和丰富度联系起来：

$$MST = meanNND(S-1) + redundancy$$

$$std.redundancy = \frac{MST - [meanNND(S-1)]}{MST}$$

式中，群落内的冗余等于 MST 中枝的平均长度中超过 meanNND 值的那部分。如果每一个分类单元是唯一的，且对 MST 的贡献相等，那么就没有冗余。相对于

MST 的分枝平均长度，分类单元更接近于最邻近者，那么冗余就会增加。在这个限制下，meanNND=0，那么所有的分类单元都是冗余的，标准冗余度为 1（即所有 MST 均来自于冗余的分类单元）。

功能多样性可以影响生态系统过程？已有一些较好的证据表明，生态系统过程确实可以通过功能多样性来加强（Petchey & Gaston 2004；Díaz et al. 2007；Cadotte et al. 2009），但有质量的功能性状数据普遍缺乏，阻碍了该领域的发展，当前的许多研究只是简单地使用功能类型的数量。

这些指数是如何随着功能多样性实际变化的函数而变化？也就是说，如果我们怀疑性状多样性，我们是否怀疑了性状多样性指数？我们需要对使用多度的指数作一些“有效数”转换？

如何将研究系统发生的方法和功能的方法组合起来促进我们的理解？如 Cavender-Bares 等（2009）和 Pavoine 等（2009）研究中所考虑的案例。

13.4 要点

1）很多指数具有不足之处，这是因为这些指数与物种丰富度存在一定的内在联系，当中间分类单元增加时，它们的评估功能会下降，同时它们需要三个或更多的分类单元，需要每个性状对应的分类单元数，以及非零特征值或者尽可能明确的标准方法。另外，这些指数至少代表了多样性的 4 个组成成分，因此对于计算性状多样性是没有单个最好方法的。应该先使用多个指数再进行比较。

2）即便考虑了物种丰富度的变化，性状多样性中的一部分也具有显著的相关性，因此不少指数在指示性状多样性上大致相当，特别是当样本之间的物种丰富度和性状多样性具有明显变化时。这也说明性状多样性和性状丰富度可能在很大程度上是个单一的潜在变量，这个潜在变量可以可靠地进行测量。

3）多个指数测量了性状多样性的不同方面，包括：①功能差异度（*FDiv*）；②功能均匀度（*FEve* 和 *evenNND*）；③最近邻指数 α_{MST} 和 *meanNND*。

4）就像其他多样性指数，性状多样性对于所选的数学方法敏感，除非使用绝对平行的方法，对性状多样性进行比较没有唯一的方法。

5）我们仍有很多机会发展性状多样性指数，更好地理解环境对性状多样性的控制，以及研究性状多样性对生态系统的影响。这些问题仍然有待进一步研究。

致谢

感谢 Will Cornwell 提供好的建议，Taili Lee 和 18 位大学生提供性状数据。相关研究由 NSF DEB-0414383 提供基金支持。

第 14 章

谱系多样性测量

Mark Vellend, William K. Cornwell, Karen Magnuson-Ford, Arne Ø. Mooers

14.1 引言

14.1.1 综述

生物多样性被称为数量和差异的生物学（Gaston 1996）。由于物种之间存在差异，物种的丰富度或均匀度等传统的生物多样性指数随着物种数量或物种多度分布的均匀程度的增加而增加（见第 4 章和第 5 章）。物种不仅彼此不同，它们的差异程度也根据所讨论的物种组成的不同而变化。设想有两个岛屿，每个岛屿上只有两种数量相同的脊椎动物：其中一个岛上有两种鸟，另一个岛上有一种鸟和一种哺乳动物。两个岛屿的物种丰富度均为 2（脊椎动物），并且有相同的最大的物种均匀度。然而，我们的直觉告诉我们，一种鸟和一种哺乳动物比两种鸟代表的生物多样性更高（Purvis & Hector 2000）。谱系多样性指数量化了这种差异。

物种之间的差异可以通过测量一定数量的性状，如体长和体型、食物需求、对不同压力的生理耐受性等来表征（见第 17 章）。出于不同研究目的，人们可能对特定的性状比较感兴趣，如假定它们对物种相互作用过程具有调节作用（如鸟喙的大小）或假定它们在耐受不同环境条件方面是重要的（如植物中的叶厚度）。然而，物种之间的相似度或相异程度主要依赖于选择测量的性状，并且很多性状指标仅适用于特定的一组生物（如植物中的光合速率）。量化物种多样性的一般方法是以分类学和系统进化的方法评估物种之间的进化关系。现代系统发育基于 DNA 序列数据，生命树上的所有生物均可获得这样的 DNA 数据。根据两个物种自共同祖先以来的时间，可估算两个物种间的系统进化距离。换句话说，每个物种与另一物种独立分化的时间即系统进化距离。尽管单个性状可能表现出“趋同”，

也就是说距离较远但相关联的两个支系存在相似的性状值，但系统进化距离则是反映两个物种间的预期表型（包括大量性状）差异大小的一个指标（Cavender-Bares et al. 2009）。

一直以来，生物学家对生物多样性中的系统进化要素感兴趣的原因主要有两个：①明确地将物种变异，而不仅仅是物种数量纳为优先保护对象（从细菌到灵长类的所有分类群）；②了解生态群落的结构。在第一方面，用于生物保护的资源投入是有限的，需要确定优先保护的对象，这时强调保护的目标不应该仅仅是为了保护尽可能多的物种，而是要保护那些最具分类学特征的物种，或者代表尽可能多的生物特征的物种（Vane-Wright et al. 1991；Faith 1992；Mooers et al. 2005；Isaac et al. 2007）。为此，研究人员做了大量工作，旨在量化单个物种的进化特征（及保护价值），或一组物种的“谱系多样性”（Vane-Wright et al. 1991；Faith 1992；Altschul & Lipman 1990；Nixon & Wheeler 1992；Pavoine et al. 2005b；Redding & Mooers 2006）。

在群落生态学分析中，对系统发育信息的利用有较长的历史。1859 年，达尔文首先提出这样的假定，即近缘物种间的竞争最强（如同一物种），引导随后的研究人员探讨种-属（或属-科）的比例，作为表征竞争在生态群落构建中所起作用的指示（如 Elton 1946）。最近，现代系统进化方法应用于同样的概念问题。相比较于形态分类系统，新的方法包括更多有关进化关系的信息（参照 Webb et al. 2002；Vamosi et al. 2009；Cavender-Bares et al. 2009）。如果近缘物种竞争的确是最激烈的，那么局域（或本地）群落中的物种亲缘关系则较远。或者说，组成本地群落的物种主要受到非生物环境条件的最大约束，如果近缘物种有相似的环境耐受力，那么在亲缘关系上，本地群落中的物种的亲缘关系也可能较近。为了验证这些假设，研究人员采用了一些来自保护生物学的谱系多样性指数，并且引入了一些他们自己建立的指数（Webb 2008）。

在保护生物学和群落生态学研究中，谱系多样性一直是近年来文献中关注度极高的话题。因此，已经引入了大量的量化谱系多样性的指数，并对其中部分指数进行分析，以评估它们的冗余度或对预设标准的满足程度（Pavoine et al. 2005；Kraft et al. 2007；Hardy 2008；Schweiger et al. 2008）。在本章中，我们的目标是为研究及应用人员提供指数选择的指导，并根据不同的指数来解读结果。在给出一些重要定义（见框 14.1）和概念综述之后，我们将首先根据计算的函数形式和输入数据（如物种存在-缺失及其多度数据）的性质，对文献中的指数进行分类。接下来，我们给出模拟分析的结果。我们基于不同系统发生过程，假设局域群落的组成和多度，建立了人工生成的群落。目的是评估不同指数之间的量化关系（如哪些指数类似），并评估不同指数对进化和生态过程的敏感度。然后，我们将讨论指数之间的定性和定量关系，以及研究人员如何根据不同的研究目的选择合适的指数。

框 14.1 系统发育树属性的定义

有根进化树总结概括了种间或者其他生物单元，如种内不同支系之间假设的系统进化关系。系统发育树可以通过多种方法进行估算(见 Felsenstein 2004)，其详细内容超出了本章的范围。便于讨论，我们将假定以树的末梢（有时称为“叶”）表示物种（见图 14.1）。

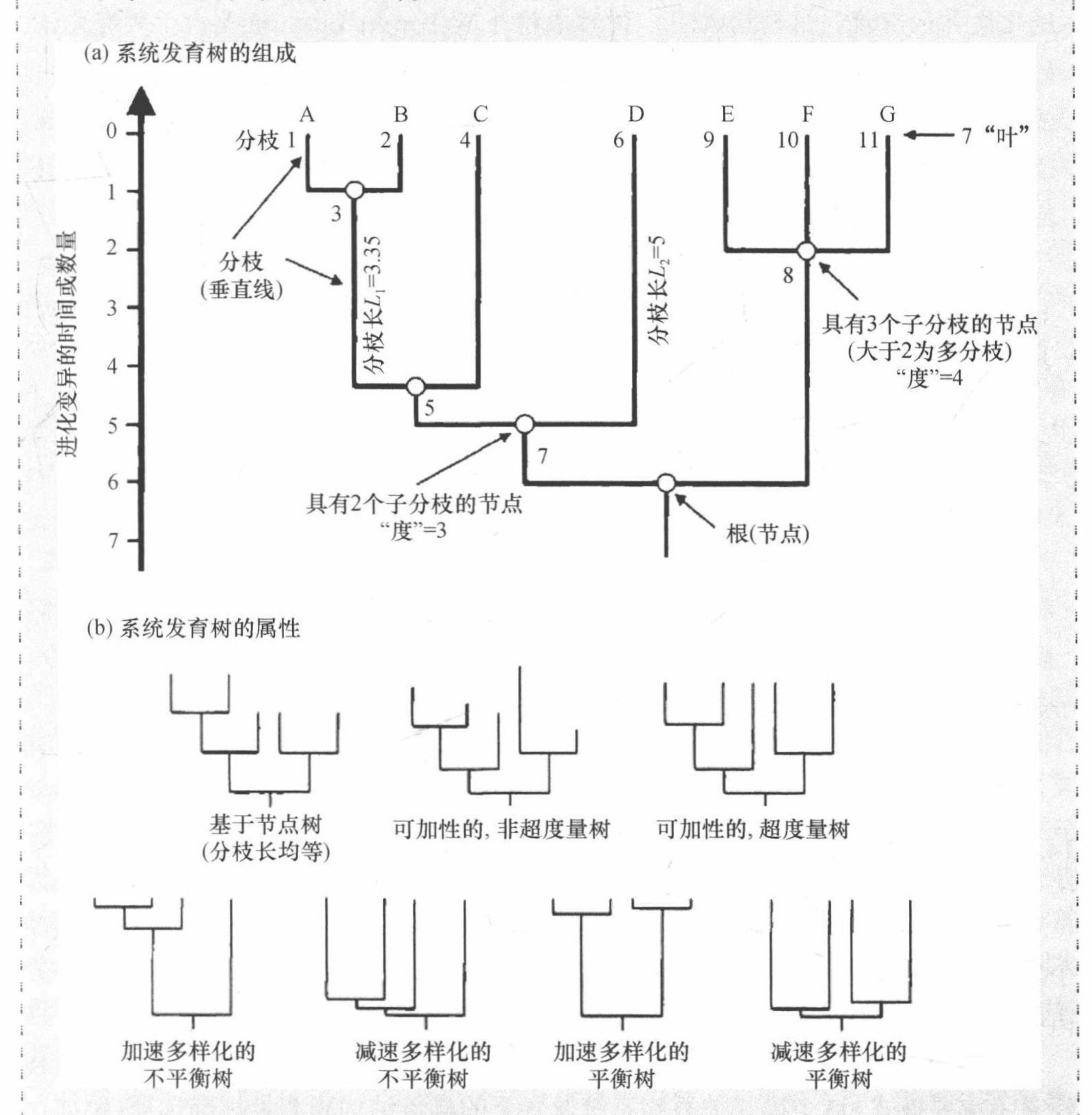


图 14.1 系统发育树的组成（a）和树型的属性图解（b）。图（a）的纵坐标为过去距现在的时间，单位为百万年。

节点表示所有物种最近的共同祖先，物种从树上的这点逐渐分化(即分枝)，

而根节点（通常简称为根）是一单个节点，所有物种被推断是由此分化出来的，从而反映出整个树在时间上的方向性。系统发育树最简单的类型仅仅是一拓扑结构，没有关于连接节点的分枝长度的信息（例如，基于形态学数据的分类法和一些分子数据类型）。我们将这样的树称为基于节点的树。

系统发育树中的分枝（在图形理论中也称作“边”）及其分枝长度，表示了进化变异的程度，这种情况下，树的末梢并不在一条线上，这是由于所有分枝的进化变异速率并不是恒定的。或者，可以调节分枝长度以表示流逝的时间，使得所有的末梢排列在相同的位置。这两种类型的系统发育树中的每一种都被认为是可加的，后一种类型被称为超度量（从根到末梢的所有距离相同）。我们把具有定量分枝长度的树称为基于距离法的树。

节点通常是分叉的，从而把支系分裂为两个。多歧树则不是这样，在节点上将谱系分为三个甚至更多的部分。这种情况的最常见的原因是数据限制。节点的度是连接到该节点的祖先和后代的分支数（分叉节点的度=3）。

系统发育树的树型可以通过两个关键属性来表征：它们的平衡程度，以及在该组群体进化期间分歧事件主要发生在早期（分歧减慢）或主要发生在晚期（分歧加快）的程度（后者被γ统计学特化）。

在完全平衡的树中，所有的叶与根之间有相同的节点数，这相当于所有支系发生分歧的次数相同。在一个完全不平衡的树中，每个节点下一级的一个谱系直接连接到一个末梢，没有进一步的分支。在群组进化过程中，具有低γ分歧事件的树较早发生聚集，反之亦然。

14.1.2 谱系多样性研究近况

在经验性研究中，谱系多样性指数的选择完全由研究人员所决定，但是在一个具体生态系统中，将会受到三个关键方面的影响，它们通常不（或者只是部分）由研究人员所决定：生态过程、相关的模式（除了谱系多样性）和数据限制。

不同的进化和生态过程直接或间接影响谱系多样性指数数值。宏观进化过程建立了重要模式，这个模式关系到系统发育下的群落结构和测量标准选择。例如，物种形成为“生态分化”（即由不同的选择所驱动）程度，将会影响系统发育和不同性状的系统演化保守性。这两个方面都会反过来影响受亲缘关系影响的物种共存程度（Mooers & Heard 1997；Kembel & Hubbell 2006；Kraft et al. 2007；McPeek 2007，2008）。影响群落组装的生态过程，如环境对适应性或资源竞争的约束，也

会影响生态系统的多样性指数（Webb et al. 2002）。

一些经验谱系，包括不同地点物种数量和多度的分布，以及系统树的平衡程度（见框 14.1），可能会影响不同指数值的范围。这些因素可能会影响指数之间的差异程度（Redding et al. 2008；Schweiger et al. 2008）。这些“其他”模式可能会受到部分过程的影响，但它们可以被独立量化。无论怎样的生态过程造就了这些模式，它们自身都会影响谱系多样性指数。

最后，可能存在数据上的约束。具体地说，系统发育信息在本质上可能只记录我们构建系统树的拓扑结构，或者估算树的分枝长度（见框 14.1）。此外，在一些特定的情况下，没有相对多度，而只有物种出现或者未出现形式的数据。与之前提到的生态过程和模式不同，在理论上这些约束受到研究人员的影响，但是在实际情况中，许多研究都是基于已有的数据，就会造成这样的限制。

本章，我们不讨论之前提到的生态过程和模型关联的第一种情况（例如，为什么局域共存种代表了一个区域系统发育的非随机子集），这已在其他文献中详细地评述了（Webb et al. 2002；McPeek 2008；Vamosi et al. 2009；Cavender-Bares et al. 2009）。相反，我们关注的是不同的测量指标所反映的定量信息，以及已有数据的属性如何影响不同指数的选择或对实际问题的解读。我们关注一组核心的物种或局域群落的谱系多样性计算，而不是等级层次多样性的分解（如 α 多样性、β 多样性、γ 多样性，Graham & Fine 2008）。

14.2　研究现状

谱系多样性的所有经验性研究都始于人们对所关注的一类物种的系统发育估算。这种系统发育所涉及的范围是变化的，可能包括一些较为广阔地区的所有已知物种（如南美洲或世界各地的鸟类），或仅包括在特定调查地区存在的物种（如调查 5 个热带森林中发现的鸟类）。为了方便起见，我们将这两种不同范围的系统发育分别称为“区域”系统发育和“局域”系统发育。通常来说，量化所关注物种之间谱系多样性的相对大小是非常有意义的，这可能定义为局部区域内共存的物种（如热带森林地区的鸟类），或者定义为受到特别保护的物种（如被巴西列为濒危物种的鸟类）。我们称为区域或者局域系统发育的那一部分，是指所关注物种仅为系统发育树上的一个“子集”。

目前已经开发了两种不同类型的谱系多样性指数，我们称其为 I 型和 II 型指数。I 型指数首先计算区域系统发育树上所有物种的得分，然后计算特定的一部分种群得分（通常为总和）的函数，从而产生谱系多样性指数。II 型指数从局域系统发育树（也可能是区域系统发育）开始，对于关注的那一部分物种，指数仅依赖于部分系统发育的特性。I 型指数主要用于保护生物学，而群落生态学家则主要采用 II 型

指数，但有一些已被用于这两个领域。对于Ⅰ型指数，首先计算一定数量的单个物种得分而不是依赖于所关注的物种（如Ⅱ型指数），背后的动机是可以对一些具体物种以不依赖于其他物种（例如，不管它们是否已被保护）的方式进行排序。

谱系多样性的Ⅰ型指数分两步计算。首先，计算每个物种的差异指数，然后将这些值输入到一个独立的函数中，从而对关注的一组物种进行求和。在第一步中，已发表的文献中使用了 5 种不同的物种差异指数：分类学差异（taxonomic distinctness，TD）、物种独特性（species originality，SO）、悬垂边（pendant edge，PE）、物种进化史（species evolutionary history，SEH）和组内物种独特性（originality of species within a set，OSS）（见表 14.1）。

表 14.1　使用谱系多样性Ⅰ型指数的物种特征指数

指数	简介	参考文献
分类学差异（TD）	物种和树根之间的节点数的倒数（通过除以这些物种得分的总和并乘以 100 从而标准化）	Vane-Wright et al. 1991
	校正：考虑到多分枝，计数每个节点的子分枝而不是节点数	May 1990
物种独特性（SO）	如果从一个节点分歧出的分枝比其姐妹节点的要多，那么将树中的每个节点赋值为 1，否则为 0；将物种和根之间节点的值相加，较小的值表示特异性较大	Nixon & Wheeler 1992
	校正：如上所述，赋值于每个节点的值等于从该节点分歧的物种的数量，称为加权物种独特性（WSO）	Nixon & Wheeler 1992
悬垂边（PE）	将一个物种与该区域树的其余部分连接起来的分枝长度	Altschul & Lipman 1990
物种进化史（SEH）	物种的进化树的一部分；共享分支在子支系（“相等的分离”）中均分，例如，在没有多分枝的树中，一个物种所在的那个分枝是其之后 n 个节点的分枝数的 $1/2^n$	Redding & Mooers 2006
	校正：如上所述，共享分枝在后代物种中平均分配（“公平比例”，SEH_fair）；被称为物种进化特征	Redding et al. 2008
组内物种独特性（OSS）	描述这个指数的最简单方法，就是“从一组生物中随机抽取的两个物种之间最大的预期不相似性”	Pavoine et al. 2005b

注：表格中的指数英文使用大写和简写，省略方程；因为在大多数情况下，文字描述非常简单（TD、PE）或不可能写一个方程来进一步阐明指数的含义（SO、OSS）。可以查阅原始出版物的细节。

前两个指数（TD 和 SO）仅仅是基于系统发育树的节点进行计算，而后面三个（PE、SEH 和 OSS）则基于由距离法构建的树进行估算。第二步中，最常见的函数就是简单的求和，这显然是将物种丰富度纳入测量指数中（所有其他方面相同时，物种多代表谱系多样性高）。利用物种多度数据，也可以应用于类似稀疏化程序（见第 4 章）来形成一个指数，该指数反映了从群落中随机抽取 x 个个体的样本期望值之和（Ricotta 2004），但文献中很少这么用。理论上也可以计算平均差异值，尽管也很少这么做。

初看起来，文献中Ⅱ型指数的数量非常大，但其中的区别主要是输入数据的

性质不同，而不是输入的公式不同。两个数据特性特别有利于将不同指数进行聚合。首先是进化树的性质（见框 14.1）。如果仅仅是估计进化树的拓扑结构，那么进化树内的“距离”就可以通过计数关注的路径上的节点数来进行量化（两个分枝间）。分枝的定量长度可以在一个连续的范围内取值。基于计数节点的指数实际上是将分枝长度等同地设置为 1。其次是物种多度数据的性质。可能会对物种多度或者仅仅是（物种）出现与否进行估计。基于后者的测量指数是前者的特殊情况，这时每一个物种的多度相等。表 14.2 中给出了 4 种不同的II型测量指数。如果有多度数据的话，那么这 4 种II型测量标准中都包括了多度数据，同时也可以表示为基于零模型的期望值偏差。

表 14.2　系统发育树的II型指数

指数	存在-缺失（PA）	多度加权（AW）	方程	参考文献
谱系多样性（PD）	系统发育树中连接所关注的物种集的所有分枝长度之和（PD、PDn）	对于一个树的子集，分枝数乘以加权平均分枝长度，权重等于共享该分枝的物种的平均多度*（PDaw、PDnaw）	$B \times \frac{\sum_i^B L_i A_i}{\sum_i^B A_i}$	PA：Faith 1992 AW：Barker 2002
平均系统发育距离（MPD）†	所关注的物种集合中每对物种之间的平均系统发育距离（MPD、MPDn）	个体（或其他多度的单位）之间的平均系统发育距离，不包括相同物种对（MPDaw、MPDnaw）	$\frac{\sum\sum_{m<n} d_{mn} a_m a_n}{\sum\sum_{m<n} a_m a_n}$	PA：Webb 2000 AW：Warwick & Clarke 1995
		修正：成对个体（或其他分类阶元的多度）之间的平均系统发育距离，包括相同物种的成对个体	$\frac{\sum_m\sum_n d_{mn} a_m a_n}{\sum_m\sum_n a_m a_n}$	Rao 1982； Warwick & Clarke 1995
系统发育距离总和（SPD）≠	每对物种之间的平均系统发育距离等于 MPD 乘以物种的对数	多度加权的 MPD 乘以物种对的数量	$\left[\frac{S(S-1)}{2}\right] \times \frac{\sum\sum_{m<n} d_{mn} a_m a_n}{\sum\sum_{m<n} a_m a_n}$	PA：Crozier 1997； Helmus et al. 2007 AW：无文献
平均最近邻位距离（MNND）	所关注的物种集合中，每个物种到其近缘种之间的平均系统发育距离（MNND、MNNDn）	从每个物种到其近缘种的加权平均系统发育距离，权重等于物种多度（MNNDaw、MNNDnaw）	$\sum_m^s \min(d_{mn}) a_m$	PA：Webb 2000 AW：无文献

注：英文缩写对应 PCA 图中的标注（见图 14.2）；n 指基于节点的指数；B 指树中的分枝数；L_i 指分枝 i 的长度；A_i 指共享分枝 i 的物种平均多度（任意测量单位）；d_{mn} 指物种 m 和物种 n 之间的系统发育距离；a_m 指物种 m 的多度（具有相同多度的存在-缺失数据）；s 指群落中核心的物种数；aw 指多度加权指数。

* 这是我们对如何将 Barker 的迭代方法最简单地应用于一个有根树的解读。

† 对于超度量谱系树，MPD 的存在-缺失型相当于 Helmus 等（2007）的系统发育物种变异性（PSV）程度的两倍，这被作为物种之间的中性演化期望变异特征。Helmus 等的系统发育物种均匀度指数（PSE）是多度加权的 MPD 的另一种形式（PSV 和 PSE 都是利用带有分枝长度的系统发育树来计算的，以保证所有的根到末梢的距离为 1）。

≠ Helmus 等（2007）通过将 MPD 与物种的数量而非物种对的数量相乘，计算系统发育中的物种丰富度（PSR），尽管选择的这两个指数是相互影响的。

14.2.1 零模型

我们迄今所描述的指数都能够以其原始形式表示，也可以表示为对零模型期望值的偏差。事实上，零模型并没有被列入生物保护的文献中，而在群落生态学文献中很常见。此外，零模型使用的是在小尺度上物种出现与否的数据。构建零模型的主要目的是了解在没有系统发育结构的情况下，一组所关注物种的指数值的期望分布如何，而其他属性是一致的（如物种丰富度）。

两类主要的零模型得到了应用。首先，对于由 S 个物种组成的一组局域物种，从区域系统发育树中随机重复抽取 S 个物种。从本质上讲，这就好比在系统发育树中随机打乱物种识别码。或者，对于物种-地点数据矩阵，我们可以将各样点之上的物种打乱重排，同时保持物种在样点上出现的频率。也可以在打乱顺序的过程中增加各种限制，如保持每个样点的物种丰富度和频率（Gotelli & Graves 1996）。

一旦构建了零模型，就可以为每一组模拟的物种计算我们感兴趣的指数，观测值可以表示为距离期望均值有几个标准差的偏离（Webb et al. 2008）或表示为低于（或高于）观测值的概率。由于在很多情况下，观测值的分布取决于物种丰富度，以这种方式表达的指数通常不是初始值的单调变换。例如，对于拥有不同物种数的两个群落，谱系多样性（phylogenetic diversity，PD）可能相当，但物种数较少的群落具有较低的零模型期望值（null expectation），因此物种数较少的群落中指数值偏高。

14.2.2 模拟分析

对于不同的指数，可以进行定性和定量的比较和评估。在定性比较中，指数的选择可能取决于所希望反映的信息（如关系最近的物种或者组内所有物种的亲缘关系），而不是任何事先确定的定量标准（如对非随机的群落组装的敏感性）。定性和定量在本章节的展望中会提及，对于定量比较，我们构建了一系列的模拟分析。模拟的目的在于阐述以下三个问题：①哪些指数是相互冗余的？②指数对非随机群落组装过程的敏感度如何？③进化树型如何影响前面两个问题？

根据以下几个方面，构成了多种情景，模拟出一组物种（群落）：区域系统发育树的平衡程度，区域系统发育中分化速率随着时间而变化（根据参数“γ”加速或者减速，Pybus & Harvey 2000），群落组装过程的随机或非随机性，群落中的物种数量。所有的区域系统发育树都是有根树，是超度量的，包含 100 个种，根据 5 种方法建立：①通过纯出生（Yule）过程（在时间和不同支系上，其分歧速率不变）；②随分歧速率减慢而完全不平衡；③随分歧速率加速而完全不平衡；④完全

平衡或分歧减慢；⑤完全平衡或分歧速率加快。为了扩大分歧速率变化的数值范围，我们重新调整了平衡树和不平衡树的分枝长度，与最极端观测结果相对应（由统计量 γ 度量，McPeek 2008）。对于第一个系统发育树，我们都是通过随机选取物种或算法来模拟区域群落，从而产生系统发育上聚集或者分散的一组物种，后者通过两种方法完成。对于系统发育分散的问题，随机选择第一个物种，其后每个物种的选择，其概率与其他任一物种（方法 1）或个体（方法 2）的平均系统发育距离的平方根成比例。采用系统发育距离的平方根，近似于基于性状进化的布朗运动模型的预期性状差异（Felsenstein 1985）。

对于方法 2，通过该物种的多度，对每个抽到的物种的遗传距离进行多度加权来计算平均系统发育距离。除了到抽到的物种或个体的平均系统发育距离决定了物种未被选择的概率之外，还以相同的方式构建了物种的系统发育聚类组。所有物种的多度被视为相等（存在-缺失基本标准）或者从一个对数正态分布中抽取，然后根据物种所选定的序列从高至低进行多度赋值。抽到的 4 组物种，其丰富度分别为 10、20、30 或 40。对 5 种系统发育树型中的任一种，我们对 5 个不同群落组装过程中的 4 个丰富度水平，模拟了 500 个物种集，总计约 20 000 个物种集。

我们将分析集中在两组指数上，这些指数与保护生物学及群落生态学的学者所关心的指数相对应。“保护”组分析包括所有的 I 型指数（物种差异值的总和）和 Faith（1992）的谱系多样性指数（PD），因为 I 型指数通常用于评估其测量谱系多样性的能力（Redding et al. 2008）。由于群落生态学家关心对一组物种的非随机系统发育结构的评估，谱系多样性本身，“群落生态学”的指数仅包括每个 II 型指数的零模型校正形式。这些计算的结果为随机构建的群落平均值之间的标准偏差（上文所述）。此外，总体的系统发育距离（SPD）、修正的平均系统发育距离（MPD，见表 14.2）不同于未修正的平均系统发育距离，仅仅是由物种的丰富度和多度分布所引起的，在零模型中已考虑这两个方面，而这些零模型校正形式是多余的。因此，我们关注 PD、MPD 和 MNND 的 4 个形式的指数，依据节点与基于距离的系统树，以及出现-未出现与多度类型的数据的组合形式，在群落生态学组中总计有 12 个指数。为了计算这些指数，我们运用了 R 语言函数库中的函数 ape（v2.3）、picante（v0.7）和 ade4（v1.4）。针对上述分析的新的系统发育函数由 R 中的 Picante 库（http://picante.r-forge.r-project.org/）提供。

14.2.3 模拟结果

I 型指数之间及其与谱系多样性（PD）的相关性通常非常高。每种树型的主成分分析表明，这些指数之间的差异基本上是一维的。在所有情况下，第一主成分解释了大于 90%的方差（图未展示）。表 14.3 展示了纯出生树下这些指数（及

物种丰富度）之间的相关结构，在所有成对的比较中，除了有一对 r（大于 0.6），其余 r 均大于 0.7。对于其他类型的系统树，指数之间的相关性甚至更高，仅有一个例外。这个例外出现在具有加速分歧的平衡树情况下。在这种情况下，所有物种都具有非常相似的差异值（见框 14.1 中这种类型的系统树例子），以致对于其他指数和物种丰富度，Ⅰ型总和几乎给出了相同的结果（r>0.99）。然而，PD 的变化很大程度上取决于给定的物种样本中包含的基本进化枝的数量，以致 PD 与Ⅰ型总和的相关性较低（r=0.45）。对于纯出生树或平衡树而言，这些指数与物种丰富度的相关性高（平均 r>0.9）。相反，非平衡树与物种丰富度的相关性较低（减速分歧情况下平均 r=0.62，加速分歧的平均 r=0.45）。

表 14.3　基于纯出生系统发育树的 10 000 个模拟物种集合中Ⅰ型指数的总和，以及物种丰富度（SR）和谱系多样性（PD）的相关性分析

TD	0.92							
SO	0.95	0.91						
WSO	0.94	0.92	0.98					
PE	0.93	0.83	0.91	0.87				
SEH	0.95	0.96	0.94	0.95	0.86			
SEH _fair	0.97	0.96	0.95	0.95	0.87	1.00		
OSS	0.73	0.91	0.76	0.79	0.62	0.88	0.87	
PD	0.87	0.90	0.85	0.86	0.78	0.94	0.94	0.87
	SR	TD	SO	WSO	PE	SEH	SEH _fair	OSS

注：英文缩写与表 14.1 对应。

对于纯出生树或平衡树，Ⅱ型指数也给出相互一致的结果，但对不平衡树而言却不同（表 14.4）。对于纯出生树和平衡树而言，在基于距离或基于节点法的组内指数之间的相关性往往高于组间（图 14.2）。对于不平衡树，两组间呈现负相关性（图 14.2），结果可以如下解释。群落组装依据一棵具有一定分枝距离的系统树，因此，分散群落包含许多通过长分枝与系统树其余部分相连的物种（分化早或“基部”的物种）。虽然这些物种与大多数其他物种有较远的亲缘关系，但是它们之间通过相对较少的节点彼此分离，从而使得过度分散的群落实际上在基于节点的系统树上出现了聚集。对于聚集式的群落组装，如果选择（随机）的第一个物种位于系统树基部，则大部分其他物种将与第一个物种的距离相等，因此也有相同的概率加入这个群落。对于这样产生的物种集群，基于节点的指数值实际上要高于在群落组装过程中分散物种被选中时的值。这就产生了观察到的负相关现象。在基于距离法的Ⅱ型指数（修正的零模型）中间，不同物种组合之间的差异在很大程度上是一维的，85%的变异是由第一主成分所解释的（图 14.2）。

表 14.4　基于距离的（D）和基于节点的（N）之间的相关性，三种主要Ⅱ型指数值中每一种类型的存在-缺失（PA）和多度加权（AW）型之间的关系

指数	存在-缺失型（PA）	多度加权型（AW）	距离（D）	节点（N）	
	D vs N	D vs N	PA vs AW	PA vs AW	
PD	0.79	0.68	0.89	0.85	纯出生树
MPD	0.69	0.80	0.91	0.79	
MNND	0.84	0.83	0.88	0.89	
PD	−0.75	−0.55	0.83	0.35	减速多样化的不平衡树
MPD	−0.25	−0.15	0.95	0.84	
MNND	−0.10	−0.02	0.96	0.93	
PD	−0.68	−0.45	0.86	0.40	加速多样化的不平衡树
MPD	−0.71	−0.69	0.91	0.88	
MNND	−0.26	0.05	0.93	0.56	
PD	0.99	0.96	0.92	0.96	减速多样化的平衡树
MPD	0.98	0.98	0.95	0.97	
MNND	0.99	0.98	0.95	0.95	
PD	0.96	0.93	0.97	0.95	加速多样化的平衡树
MPD	0.96	0.97	0.91	0.95	
MNND	0.98	0.96	0.92	0.93	

注：在所有情况下都表示为零模型的偏差。

在谱系多样性指数之间及系统发育树类型之间，指数对非随机群落组装过程的敏感性有很大差异，具有几个显著的模式。首先，对于平衡树，基于节点法的指数要么对非随机群落组装不敏感，要么它们实际上在相反的方向上比预期更偏离零模型［图 14.3（b）和（c）］。特别是，对于分散度大的群落，其基于节点法的系统发育指数值要比预期的更低，正如上面所解释的：在不平衡树中，基于距离法与基于节点法的指数之间呈负相关关系。

物种间系统发育的差异影响了系统树型对不同指数的敏感性。这里我们仅仅关注基于距离法的指数（图 14.3 中左起的第一列和第三列）。对于平衡树［图 14.3（d）和（e）］，基部进化枝相对较少，每一枝都包括多个物种，因此，在系统发育差异上物种之间的方差是很小的。换句话说，在平衡树上，系统发育中的大部分物种与树上的其他物种在亲缘关系分布上非常相似，这也与 I 型指数的得分值非常相似。在这样的进化背景下，聚集组装可能会导致一组物种聚集在很少的几个进化枝上。与此相反，随机组装群落（至少包含 10 个物种）可能会具有来自多个古老进化枝的物种，这导致了聚集群落的指数严重地偏离随机期望值。相反，就像随机组装的群落那样，过度分散的群落具有来自于许多进化枝的典型物种，只在较小偏离随机期望值的分枝内具有物种的非随机选择。

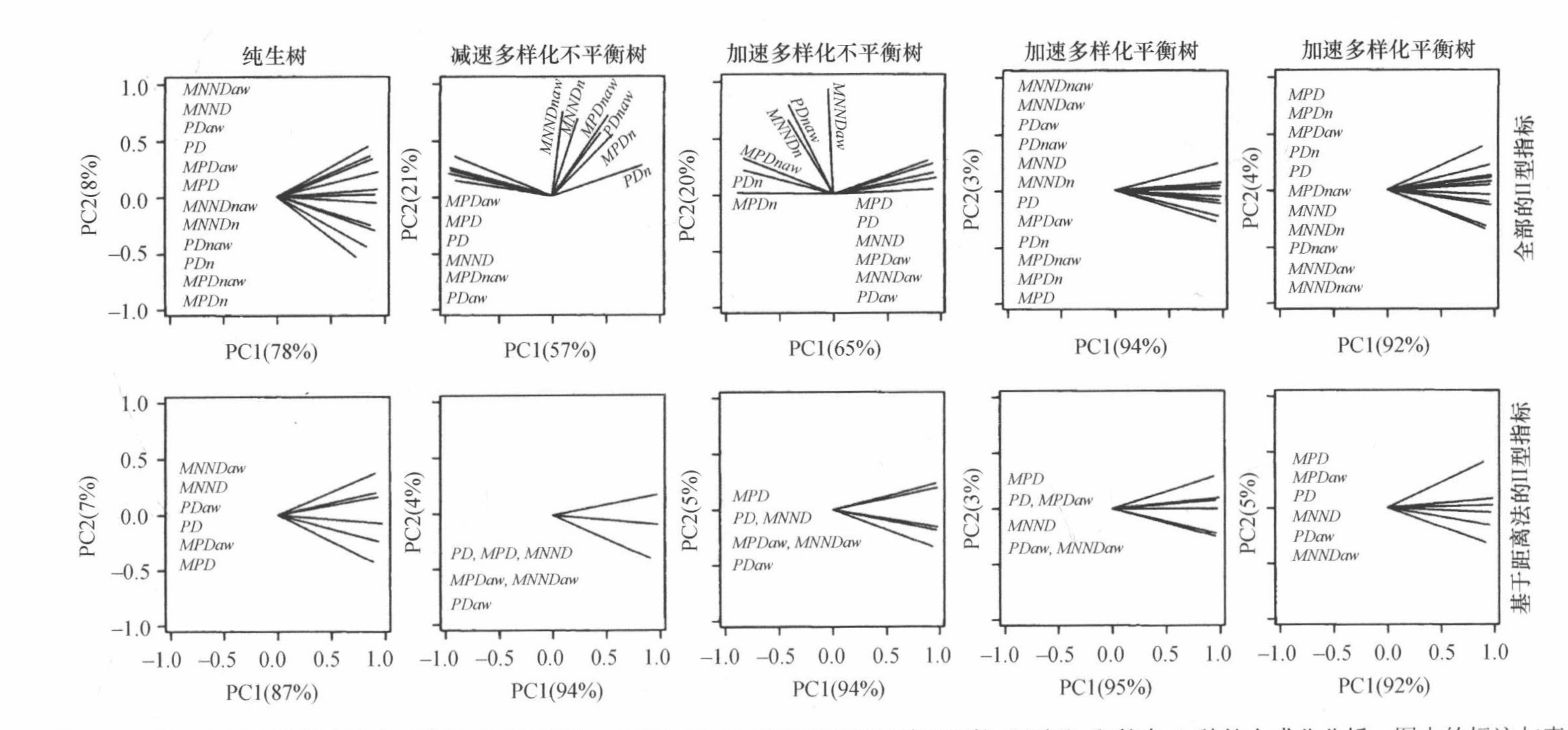


图 14.2 基于定量分枝长度信息（基于距离的指数，底行）的 **12** 种Ⅱ型零模型校正指数（顶行）和其中 **6** 种的主成分分析。图中的标注与表 14.2 中的英文缩写相对应，列表中的排序对应于 PC2 上相关指数的评分值。每个轴所占的总方差的百分比均在坐标轴中标出。

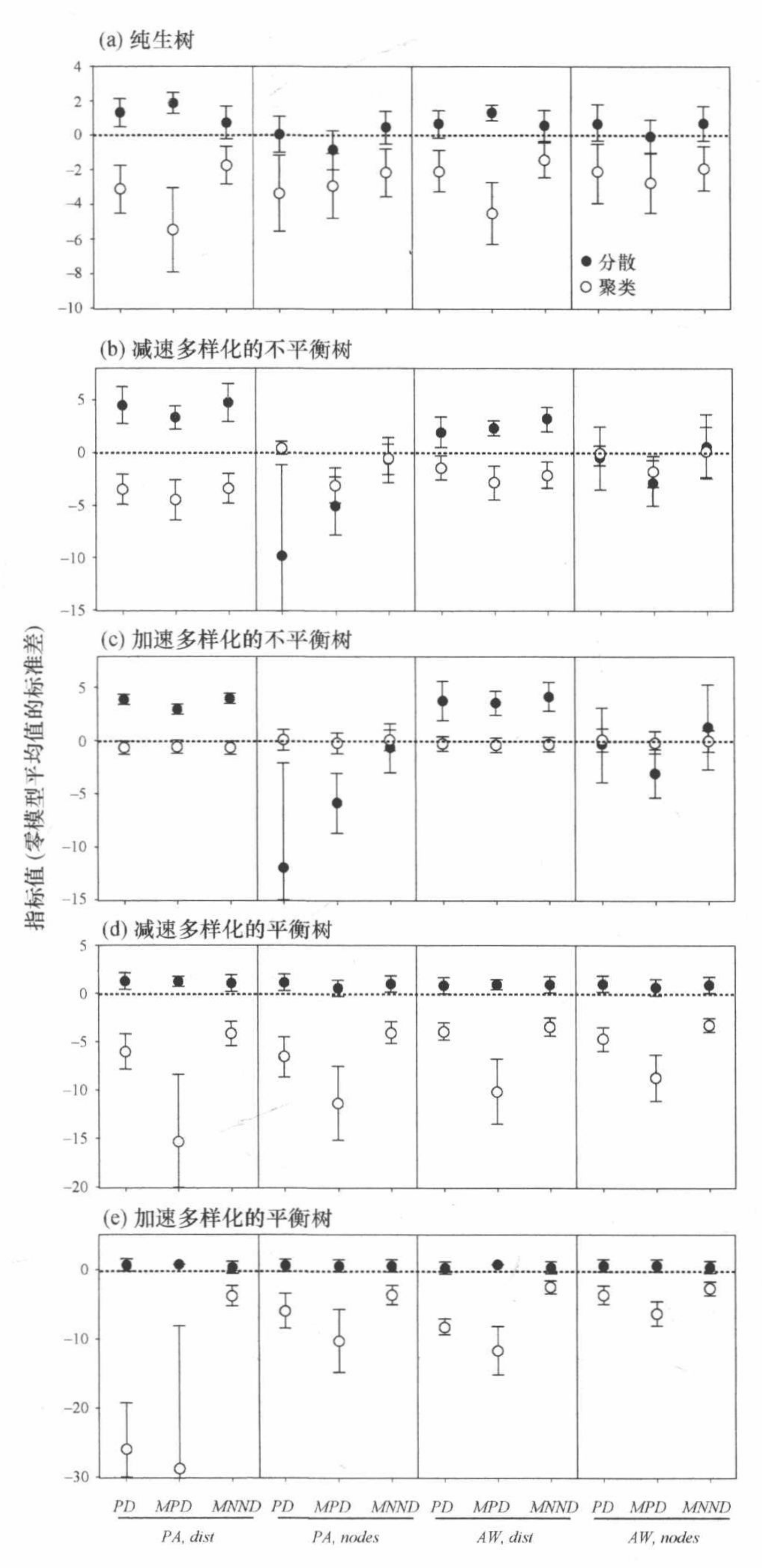


图 14.3　每种II型指数对过度分散或聚类系统发育群落评估过程的敏感程度。y 轴显示了在 2000 个核心种群中，每个II型指数的平均值±标准差，表示为零模型平均值的标准差的数量。结果表明，群落组成过程中，物种多度对其没有影响（两种类型的群落组成过程中，最终结果非常相似）。

在加速分歧的不平衡树中［图 14.3（c）］，少部分的物种在系统发育上明显不同于其他多数物种，导致分散群落（该群落包括了这些少部分物种）与随机群落之间有很大偏差。每个随机选取的模拟包含了第一个物种，即使聚集的群落有时也包括基部的物种，一旦包含了第一个物种后，所有衍生物种之间关联性都相同，它们被选中的概率相同，使得聚集群落较分散群落偏离随机群落的程度会稍低些，即便生态群落组装过程上存在对称性。纯生树中，不同物种之间的差异很小，以致过度分散比聚类更容易被发现［图 14.3（a）］，然而在减速分歧的平衡树中，过度分散和聚集群落偏离零模型期望的程度相当。

关于图 14.3 的最后一点是，在某些情况下，对非随机群落组装的敏感度因指数而异。再次只关注基于距离的指数，对于纯出生树或平衡树，MPD 比 PD 或 MNND 更敏感，而对于非平衡树，指数之间的差异相对较小。

14.3 展望

14.3.1 生物保护中的谱系多样性

在保护生物学中，对单个物种的特性进行赋值是很重要的，研究人员和实际工作人员应不断地探索实用的 I 型指数。对群落中物种的得分进行求和的任一种 I 型指数彼此之间，以及谱系多样性（PD）都是紧密相连的。基于距离的进化树比基于节点的进化树更能反映进化关系。使用基于节点法的测量指数很大程度上基于逻辑的考量（缺乏基于距离树），所以基于距离的指数看起来更为可取。在基于节点和基于距离法的指数中，冗余度是非常高的（对于所有类型树的成对指数间的 $r>0.9$）。因此，在各类指数中选择一个合适的标准主要依据它们的概念和数学简单性。对于基于节点的指数，我们建议分类学特征（TD）指数，它比任何其他的物种特异性指数（OS、WOS；见表 14.1）更直接。对于基于距离的指数，一组物种的独特性指数（OSS）在概念上并不那么简单，需要一个超度量的树，在数学上要复杂得多，获得的谱系多样性信息比其他的更少（Redding et al. 2008），所以我们目前还没有推荐使用这种方法，尽管它与一些其他指数相关性较低。下垂边缘（PE）和物种进化史（SEH）指数在概念和数学原理上都很简单（PE 更是如此）。对大多数的树型结构，尽管 PE 和 SEH 很大程度上是冗余的，但 SEH 包含更多的信息，例如，当两个物种本身在进化上不同时，将一对近缘物种在进化上鉴定为两个不同的物种，这种情况下，PE 值可能非常小。在 SEH 计算中，使用什么样的共享分枝的分摊估算法是无关紧要的（所有类型的树中，$r\geqslant0.98$）。

在某种情况下，保护生物学家可能不关心对物种的优先排序，而是根据物种确定优先生境（Forest et al. 2007），或者了解生态系统过程对谱系多样性的依赖性，

而不仅仅是群落中的物种丰富度（Cadotte et al. 2008）。这种情况下，没必要对个体进行评分，更适合直接采用谱系多样性（PD）反映群落进化史和性状变异。

14.3.2　群落生态学中的谱系多样性

当群落生态学家关心使用系统发育信息来评估群落在多大程度上在物种特征或亲缘关系方面为非随机性组装时，使用II型指数的零模型校正形式更为适合。一些指数（以其原始形式）的平均值与物种丰富度相关（例如，MNND 随着物种被加入群落而减少），甚至对于那些不是随机组装群落之间的方差（如 MPD），也可能与物种丰富度相关。例如，随着物种数的增加，MPD 值可能的范围会缩小。因此，群落组成所代表的系统发育上非随机选择的程度通常不能使用II型指数的原始值进行评估。从零模型的角度来看，系统发育树顶端物种的重排似乎最为直观，因为这最直接地将群落中物种在系统发育树上位置的关键数据属性进行了随机化。

由我们模拟得到的最醒目的结果也许是：在不平衡系统发育树上基于节点的指数表现不好。最好的结果是它们对非随机群落组装不敏感，最糟糕的是它们可能会导致有严重缺陷的结论。举个例子，如果组成群落的成员依赖于在系统发育上与其他物种截然不同的一个物种，则基于节点的指数实际上给出比基于随机选择物种的预期值更低的谱系多样性［图 14.3（b）和（c）］。即使对于纯出生树或平衡树，使用基于节点表示的系统发育树也几乎无法检测出群落中的过度分散现象。因此，我们建议在系统发育群落组装研究中不使用基于节点的树，并强调研究人员在不得不处理这样的问题时需要额外小心。

对于基于距离的指数，在检测非随机群落组装上，MPD 突显出比 PD 或 NMMD 更大的优势。然而，在我们的模拟中，物种被加入群落的概率是它们与已选定的物种间的平均系统发育距离的函数，所以这个结果不太可能推广到不同类型的非随机群落组装过程。理论上，不同指数偏差零模型的相对大小本身揭示了一些潜在的过程（例如，群落成员是否依赖于亲缘关系非常近的物种或亲缘关系相当的物种），但是，还需要更多的工作来确定这些差异是否来源于数据的假象。

比起基于距离的指数选择更令人担忧的是，系统发育树的形状本身如何影响检测非随机群落组装的可能性。平衡树使得检测系统发育上的聚集变得很容易，但很难检测系统发育上的分散问题，而在加速分歧的不平衡树情况下则是相反的（图 14.3）。幸运的是，与具有减速分歧的纯出生树相比，系统发育树更多是不平衡的（Mooers & Heard 1997；McPeek 2008）。对于减速分歧的纯出生树，聚集和过度分散具有相同的检出率［图 14.3（b）］。存在用于量化两者的平衡（Heard 1992）和多样化趋势（Pybus & Harvey 2000）的统计量，对系统发育群落结构感兴趣的

研究人员可对这些统计量进行计算，用于解释分析的统计功效，报告经验性结果。我们通常的建议是，研究人员在得出结论时应仔细考虑这个问题，特别是明确或隐含地假设系统发生相似性等价于性状相似性。举例而言，当一组物种在特征空间中高度聚集时（Kraft et al. 2007），即使在平衡树上程度低的趋同进化（例如，一个或两个物种在一个进化枝中演化出具有相同表型的不同分枝）也可能导致系统发育过度分散。在这种情况下，利用经验性的系统发育数据来探讨模拟结果似乎有必要，当然会增加不少工作量。

14.3.3 多度与出现-未出现数据

绝大多数关于谱系多样性的经验性研究尚未考虑物种多度数据。在保护方面，已经做出了一些努力来将优先保护的物种的系统发育特征与灭绝风险结合起来（Redding & Mooers 2006；Isaac et al. 2007），这会赋予低多度的物种更大的权重。鉴于许多标准，除了系统发育特征可能会被列入优先保护的计算函数公式中，我们并没有打算将多度数据明确地包含在谱系多样性的 I 型指数中。

有关系统发育群落生态学的许多研究中，潜在前提之一是生物个体的适应性取决于它们与群落中其他生物的相似性，在这种情况下，物种的多度应该是一个重要的考虑因素。对于单个生物体，如果群落中的几个物种为近缘种，那么物种是丰富还是稀有就有很大的关系了。在我们的模拟中，在非随机组装的群落构建时考虑或不考虑多度，这基本不会对不同零模型校正 II 型指数值或者它们对树型的依赖性产生影响（对比中没有展示，图 14.3 只展示了未考虑多度的群落组装）。这不同于我们的预期：多度加权指数对多度加权的群落组装更加敏感。

原因似乎是系统发育的特殊性质掩盖了多度加权指数揭示这种模式的能力。鉴于聚集组装过程：在我们的组装算法中，从潜在物种的系统发育树上随机地选中多度最大和其他多度的物种，这些物种的谱系可能有也可能没有近缘关系。如果这些多度大的物种确实有近缘种，那么这些密切相关的物种很有可能被选中，多度加权指数将会检测到亲缘相关的群落。然而，在许多模型中，大多数丰富的物种不具有相近的亲属，因此，通过物种多度对选择过程进行加权的方式效果甚微。次丰富的物种可能与最丰富的物种的亲缘关系最近，但在广义的系统发育上，这些物种的亲缘关系可能较遥远。这种情况下，尽管采用多度加权组装过程，但多度加权指数的表现并不好。因此，最丰富的物种在系统发育中的具体位置对多度加权指数的表现增加了相当大的随机变异，使得它们通常对非随机组装不敏感（图 14.3）。对这样的一般模式存在例外：多度加权 MNND 与非多度加权相比，多度加权的 MNND 对过度分散更敏感。

对于不同类型的非随机群落组装，例如，如果多度是竞争性相互作用的结果，

而不是基于组装顺序确定的，那么我们可能会期望多度数据比“存在-缺失”数据能揭示更多的信息。多度很重要的另一种情况就是，当生态系统的功能依赖于谱系多样性时（作为特征变异的替代，如 Cadotte et al. 2008），这些生态系统功能是由生物个体而不是物种本身来实现的。对多度加权指数及与它们相对应的存在-缺失指数进行比较，似乎是未来研究的一个重要方向。

14.4　要点

1）谱系多样性测量指数应用于保护生物学，首先对单个物种赋予不同分值，而后在群落生态学中，有必要评估在所参考系统发育树中群落的物种在多大程度上代表了非随机物种组装。

2）保护生物学中使用的指数表现出很高的冗余度，与其他指数有较强的相关性，与谱系多样性也有相关性（如连接核心种群的总分枝长度）。对于一个基于节点的系统发育树（即没有关于分枝长度的信息），分类学差异（TD）在概念上是最直观的，而对于基于距离的系统树，悬垂边（PE）和物种进化史（SEH）测量指数在概念上是直观的，数学原理也很简单。

3）在非随机群落组装的检验中，需要根据零模型对指数进行标准化，以消除对物种丰富度的固有依赖。对于这些零模型校正的指数而言，那些由基于节点的系统树的指数计算可能会严重地误导。基于距离对系统树的计算指数之间有很高的冗余度。我们建议在系统发育群落生态学中不采用基于节点的系统树。

4）谱系多样性指数的敏感性主要取决于系统发育树的拓扑结构。在平衡树中，系统发育上的聚集更易被检测到，而在其他情况下（如加速分歧的不平衡树），系统发育的过度分散则更容易被检测到。对于应用研究人员而言，考虑到特定树型对统计检验功效的影响十分必要。

第 15 章

生物多样性评估的遗传学方法

Melanie Culver, Robert Fitak, Hans-Werner Herrmann

15.1 引言

生物多样性包含植物、动物、真菌和微生物的现存多样性；包含它们的基因和它们所生活的群落。我们从三个基本的水平上去考虑生物多样性：遗传多样性、物种多样性和群落多样性（Primack et al. 1998）。遗传多样性是一个物种内遗传变异的总和，物种多样性涉及现存物种的数量及它们的相对多度，而群落多样性是在生物生存环境内所有共存生物有机体。近年来，遗传学逐渐成为研究生物多样性的一个重要工具。尽管生物多样性的三个水平都受益于遗传学方法，但在本章中我们着重介绍采用这些方法来评估遗传多样性和物种多样性。

遗传多样性是生物多样性的重要组成，有两方面的原因：第一，遗传多样性是所有生物多样性的本质和基础；第二，遗传多样性和生物多样性相互依存（Lankau & Strauss 2007）。换句话说，物种多样性（生物多样性）依赖于物种内的多样性（遗传多样性），反之亦然。因此，对遗传多样性的变化与分布进行长期的监测是十分必要的（Drayton & Primack 1996；Wilson et al. 1996b；Manley et al. 2004）。过去，评估遗传多样性的方法包括限制性片段长度多态性（restriction fragment length polymorphism，RFLP）分析和使用一个基因或者多个基因的 DNA 序列进行比对。近年来，对全基因组上数以千计的位点分析技术已经被广泛使用。这些全基因组和全基因组扫描关注各种不连锁的共显性遗传标记，如单核苷酸多态性（single nucleotide polymorphism，SNP）和微卫星位点（短串联重复，STR）。在种群水平上，遗传多样性的评估相对困难。基因流可以发生在不同水平上，它可导致复杂的遗传模式，基因流的强度在随机交配种群至隔离种群之间变化。完全独立的种群具有独特的遗传/表型特征，进化轨迹可由亚种或者进化显著单元（evolutionary significant unit，ESU）进行推断。

物种多样性是用来描述生物多样性的常用指数。这是因为物种是较好定义的生物类别；一个性状不能用于物种之上的系统类别（属、科、目等）或者低于亚种的类别上。此外，一个物种也可以通过隔离的基因库来定义（没有遗传物质的交流）。实际的“进化单元”，物种的前身，是种群（参考 DeQuiroz 2007）。这些或多或少隔离的基因库（种群）各自都具有可采用的遗传学方法识别其特征。当形态分类学家不能由形态特征定种时，遗传学方法是具有一定优势的研究方法，例如，应用于种类丰富的鞘翅目的研究中，鞘翅目中的物种要么是很罕见的、隐种的，要么是其他那些不容易定种的种类。

为什么我们对测量与评估生物多样性这么感兴趣？原因有两个：①确定到底有多少现存物种；②评估由什么（生物多样性）来维持进化过程的完整性。下面，我们讨论了在生物多样性评价中，在分析这些关键问题上遗传学的应用。在对近期常用的各种方法进行一个简要的描述后，我们评述了系统发生、非介入监测、DNA 条形码和基因组是怎样应用于评估和维持以及重建生物多样性的。

15.2　生物多样性评估的遗传学基础

在过去的二十年里，随着生物技术的快速变革和基于计算机的遗传数据管理技术的发展，分子遗传学作为研究生物多样性的一个重要工具，具有较高的分辨能力（Palumbi & Cipriano 1998）。这里我们仅阐述生物多样性监测方面的分子遗传学。这些领域关注采用细胞器 DNA 和核 DNA 这两个基本的 DNA 来源。

15.2.1　线粒体、叶绿体和核 DNA

本章的遗传数据包括线粒体 DNA（mtDNA）、叶绿体 DNA（cpDNA）或核 DNA（nDNA）的序列的变化。这种序列的变化可以由不同的方式量化，取决于所针对的问题和对分辨率的要求。一般来说，与线粒体基因或叶绿体基因相比，核基因具有最低的进化速率，显示出更古老的进化事件。然而，相对于核、叶绿体和线粒体基因来说，DNA 上的非编码区具有最快的进化速率（表 15.1）。

DNA 序列变化表征为共显标记上等位基因的变化，如二倍体（或更高的）体系中的 SNP 和微卫星，或者在线粒体、叶绿体和 Y 染色体（或其他的异配性染色体）发现的单倍体 DNA 上的单倍型，或者一些没有有性生殖的有机体。对一个有机体来说，其可观察到的序列变化可以是唯一的，也可以是与其他有机体共有的。根据要回答的问题，应检测合适的分子（遗传的）标记。通常采用代表不同进化速率且分辨率有差异的一组遗传标记。

表 15.1　动植物界中用于生物多样性评估的具有代表性的分子遗传标记

基因组	标记	描述	长度/覆盖	速率	分辨率
线粒体基因组	COI	细胞色素氧化酶 I 基因	～1552bp 真兽亚纲哺乳动物中	0.07% bp/Myr	种、种群
	Cytb	细胞色素 B 基因	～1149bp 真兽亚纲哺乳动物中	0.19% bp/Myr	种、种群
	D-loop	线粒体的控制区	～1600bp 真兽亚纲哺乳动物中	0.81 % bp/Myr	种、种群、个体
	16S rRNA	16S 核糖体 RNA 基因	～1676bp 真兽亚纲哺乳动物中	0.23% bp/Myr	种、种群
叶绿体基因组	trnH-psbA	高度可变的叶绿体基因间区		2.4%的变异性	种、种群
	内含子和基因间隔区	基因编码区内或基因间未被翻译的序列	26 753bp	（平均）3.09%～4.12%的变异性	种、种群
	rpoCl	依赖叶绿体 DNA 的 RNA 聚合酶 γ 亚基	?	?	种、种群
	matK	成熟酶 K	?	?	种、种群
	rbcl	二磷酸核酮糖羧化酶大亚基	?	?	种、种群
	rpoB	依赖叶绿体 DNA 的 RNA 聚合酶 β 亚基	?	?	种、种群
核基因组	微卫星	2～6bp 的串联重复序列	100～400bp/1000～10 000（在基因组范围内）	1.0^{-4}/位点	种群、个体
	SNP	单核苷酸多态性	1bp，在全基因组范围内是无限的	10.6/Mb/基因组	种、种群、个体
	转座子	可位移的 DNA	10～300bp/1000 （在全基因组范围内）	1.0^{-4}～1.0^{-3}/位点	属、种
	Numt	从线粒体基因组转座插入核基因组的 DNA	可变的	1.0^{-9}/位点	种
	基因	编码功能蛋白的 DNA	平均 3000bp/60～80 000（在基因组范围内）	1.0^{-12}/位点	属、种、种群
	Y 染色体	哺乳动物的性染色体	6000 万 bp	1.0^{-12} /位点	种
	内含子	基因编码区内不翻译为氨基酸的 DNA 序列	10～100bp/百万碱基（全基因组范围内）	1.0^{-9}/位点	种、种群

注：线粒体基因突变速率引自 Lopez 等（1997），基于真兽亚纲哺乳动物数据。
叶绿体基因突变速率引自 Shaw 等（2007），基于被子植物和 CBOL 植物工作组（2009）的数据。
核基因突变速率引自 Frankham 等（2002），基于哺乳动物数据。
?，表示未知。

15.2.2　基因组技术

新的高通量测序技术（如 454 焦磷酸测序）已经大幅度地降低了基因测序的成本（关于新的测序技术可以参考 Ansorge 2009），因此目前在基因组水平上的分析应该是一般遗传研究项目可以承受的。近期，为了今后种群遗传分析的芯片开发和微卫星遗传标记分析（Castoe et al. 2009），研究学者已经使用高通量测序（又称为下一代测序）得到了成千上万的 SNP 标记（Vera et al. 2008）。通过在同一反应中测序多个样本，提高寻找大量遗传标记的效率（Roche Diagnostics 2009）。遗传标记的增加改善了基因分型的准确性和分辨率，进而提高了生物多样性的检测能力。这些基因组水平的分析不限于测序物种或者分类单元，依赖于系统发生距离和需要处理的问题，也可以导致一些其他的"基因组的"分类群（Kohn et al. 2006）。

15.3　生物多样性的评价

15.3.1　采用线粒体 DNA 和核 DNA 评价生物多样性的系统发生

遗传学对于野生动植物保护的一个最大贡献就是解决了分类学上的那些不确定性问题。隐种是那些在外部形态上仅有细微差别，但是如果根据其他分类数据（如遗传、行为和发声的数据）又可以被分到单独类别的种类。如果没有遗传学的研究，我们可能还不了解隐种的存在，或者这些种类还没有被认知就有可能已经灭绝。相反，遗传数据可能将表型有差异的同种或种群并入相同的物种基因库，减少了定义的物种数。遗传分析是揭示进化历程和物种分类地位的有力工具。

利用基因技术在大型哺乳动物中发现新种是比较罕见的，但近年来已经在猫科和象类中两次发现了新的物种。分子证据已经证实，出现在婆罗洲和苏门答腊岛上的云豹（*Neofelis diardi*）是两个完全不同的种类。先前描述的种类 *N. nebulosa*，现在已被界定为亚洲大陆的特有种。利用线粒体 DNA、微卫星标记、核 DNA 序列和细胞遗传学的两项研究揭示了这两个种群间的隔离历史，从而保证了物种水平上的总体状态（Buckley-Beason et al. 2006；Wilting et al. 2007）。对其毛发的形态特征进一步观察后，证实了这种隔离的发生（Kitchener et al. 2006）。在这种情况下，分子标记完成了对一个新物种的描述。另一个例子是关于辨别区分森林和热带草原大象种类（*Loxodonta africana*，森林；*Loxodonta cyclotis*，热带草原）的分子遗传学研究（Roca et al. 2001）。在该项研究中，使用 4 种核基因的 1732 个核苷酸对两种大象进行了描述，揭示了亚洲象和非洲象间较大的遗传差异，这是一

个对森林和草原生境适应性进化的例子。

但是遗传学的研究有时候也可能给出相反的结论，那就是之前提到的，根据表型特征，一些物种已经被鉴定为不同种类了，但是从遗传上来看它们又是极其相似的，更准确地说，它们又被界定为同一个种类。例如，同样是在哺乳动物中，野猫（*Felis silvestris*）的复合种（包括 *F. silvestris*、*F. catus*、*F. libyca* 及 *F. bieti*）的遗传差异处于较低的水平，所以将它们划分为同一个种类是比较合适的（Driscoll et al. 2007）。

因为生物保护通常关注种或者亚种水平（如 IUCN 红皮书、US 濒危物种法案），一个种群的保护状况直接与其分类地位相关。由于进化是缓慢和渐进的过程，这个过程中物种的划分不可能一直都是很清楚的。在一个物种分化过程中，在某一阶段内，遗传差异不足以保证其已经达到一个种或者亚种的地位。这样的变化可能也包括在重要的生态和进化意义上的局部适应性，或者由漂变引起的遗传差异，也许可能导致物种的分化（*Felis silvestris* 的复合种可能就是关于这方面的一个例子）。我们要在特定遗传差异的水平去画一条线，来告诉我们哪些是需要保护的，这个问题值得讨论。当遗传上的分辨率和种群分析的覆盖率增加时，这样的困境会越来越常见，保护决策的制定必须遵循更明确的保护目的。

15.3.2 生物多样性的非介入检测

遗传监测项目经常需要进行无创伤的样本采集（如毛发、粪便、尿液），这个方法经常用于调查那些不易被捕获的动物。例如，收集鸟类用来加固巢所用的毛发，这常常是用于调查那些稀有罕见的哺乳动物的有效调查方法。遗传学的研究方法也可以用于对食物的排泄物和疾病的研究，即使是粪便也可以用于进行遗传学研究。

一般来说，基于形态学对肠道内含物的鉴定仅可以识别到属的水平，而分子鉴定方法则常可以识别到种的水平（Dee et al.，审稿中）。虽然专家在对肠道内含物进行视觉鉴定时也经常觉得物种外部形状是十分模糊的，但在动物的肠道内含物中还是经常可以发现新的物种（Halfpenny 1986；Foran et al. 1997）。然而，随着分子遗传技术的发展，现在仅根据肠道的内含物（Farrell et al. 2000）和骨头样本（Taberlet & Fumagalli 1996）就可以准确地进行种类鉴定。

由于肉食性动物的肠道内含物含有被食猎物的骨头残渣，猎物和捕食者都要通过同一个肠道样品进行鉴定，这说明肉食性动物的肠道内含物成为评估脊椎动物的重要的原始材料。Taberlet 和 Fumagalli（1996）描述了一个类似的方法，用于监控小型哺乳动物的群落，他们使用了从猫头鹰粪便骨头中提取的 DNA。一般来说，与猫头鹰粪便相比，哺乳动物捕食者中的肠道内含物在环境中更为普遍存在，也会包含更多的猎物样本（Farrel et al. 2000），因此分析捕食者的肠道内含物

样本和这些样本中包含的骨头样本，可有效地从最小的样本数量中发现最多的物种数量。

通过鉴定那些稀有种类（如 Kohn et al. 1995；Palomares et al. 2002）和食物的鉴定分析（如 Kvitrud et al. 2005；Parsons et al. 2005），分子粪便学已经应用于生物多样性的野外评估中。尽管分子粪便学可以用于同时评估同域物种和这些捕食者的食性分析，但是它还没有被应用到更广的群落水平，如对物种丰富度的评估。随着分子技术的使用越来越简单及成本的降低，其越来越方便于生物学家和管理者，前面提到的技术应该更好地用于野生生物群落水平问题的研究，以及估计群落的一些参数，如物种丰富度。

15.3.3　生物多样性评估中的 DNA 条形码

DNA 条形码是一种使用短序列（通常是线粒体或叶绿体中的单倍体基因片段）的技术，以利于在 DNA 层面上进行物种分类。这个技术不仅可以识别尚未定名的种类，也可以用来发现新种，以此获得新的遗传信息。DNA 条形码有望成为研究生物多样性的一般性工具，与开放数据库相对应，允许那些非专业的分类学者遵循一个标准的、简洁的步骤，在数据库中进行种类鉴定。

DNA 条形码已广泛地应用到对濒危物种的保护和自然资源的维持中，并用于在那些较难进行评价的区域中发现潜在的生物多样性（如卵、幼体等）、控制农业害虫，它正逐渐成为一个有力的环境监测工具。从概念上来说，基于 DNA 的生物多样性评价方法具有形态学方法所不具有的优势，因为物种外部特征是通过选择来筛选的，特征上的相似性也常常使我们困惑，然而遗传分化是一个随机过程，它是近似中性的（Winker 2009）。在这种情况下，遗传数据是具有极大价值的。中性特征不会导致物种分化这一点至关重要。那么这些中性特征是如何持续的，这些“工具（特征）”是否合适？

（1）DNA 条形码（单位点）的前景

圭尔夫大学（University of Guelph）的 Panul Herbert 和他的同事（2003）首次发表关于 DNA 条形码技术的论文。他们的研究表明，采用 DNA 条形码技术可以可靠地将昆虫样本在较高分类单元上分类，并将较为相近的鳞翅目样本鉴定到种的水平。这个研究检查了线粒体细胞色素 c 氧化酶 I（COI）基因片段（大约 650bp）在 DNA 序列上的差异性。分类学家需要一个标准检索步骤对千万个物种进行评估，他面临巨大的困难。只有基于 DNA 方法的步骤在经济条件上是可行的，另外需要高通量的测序技术。这样的系统克服了形态学鉴定种类的限制，不依赖于系统分类学专家和表型的不同表现状态（如生活史阶段或性别）。选择 COI 是因为它是单倍体的，没有重组，很少有插入/缺失突变现象。此外，还有一些保守的

区域，可以设计跨多个分类群的通用引物。更重要的是，COI 的突变率达到了物种水平上分辨率的要求。

单个位点的条形码已经被一个很大的数据库证实是十分有用的，该数据库具有形态学定义的 3500 个物种（包括蛾、蝴蝶、飞蝇和寄生蜂）的 100 000 个个体。只有很小一部分比例(<1%)的个体不能通过 COI 条形码识别(Janzen et al. 2009)。COI 条形码技术确实有助于发现许多隐种，并由这些物种的形态学进一步鉴定所证实，这些种在形态上的差异当初被认为是在种内的变化范围。

在大的地理区域上进行高强度采样，覆盖整个分类类群，所观测到的物种分化通常不是人为导致的偏差。对中亚地区 353 个蝴蝶种类的研究认为，异域物种的序列多样性并不比同域物种的序列多样性低（Lukhtanov et al. 2009）。实质上，大的地理覆盖区域确实增加了种内的变异，因此减少了条形码之间的间隔（图 15.1）。然而，这并不影响条形码在物种鉴定方面的应用，它的成功率已经超过了 90%。在有较好研究基础的动物类群中，如鸟类，关系相近的姐妹种可被鉴定出来，随后被利用单个位点的 COI 条形码技术及溯祖检验所证实(Tavares & Baker 2008)。然而考虑到共同祖先的姐妹物种之间的变异，以及进化速度的变化，基于距离的通用“切断”方法是无效的。

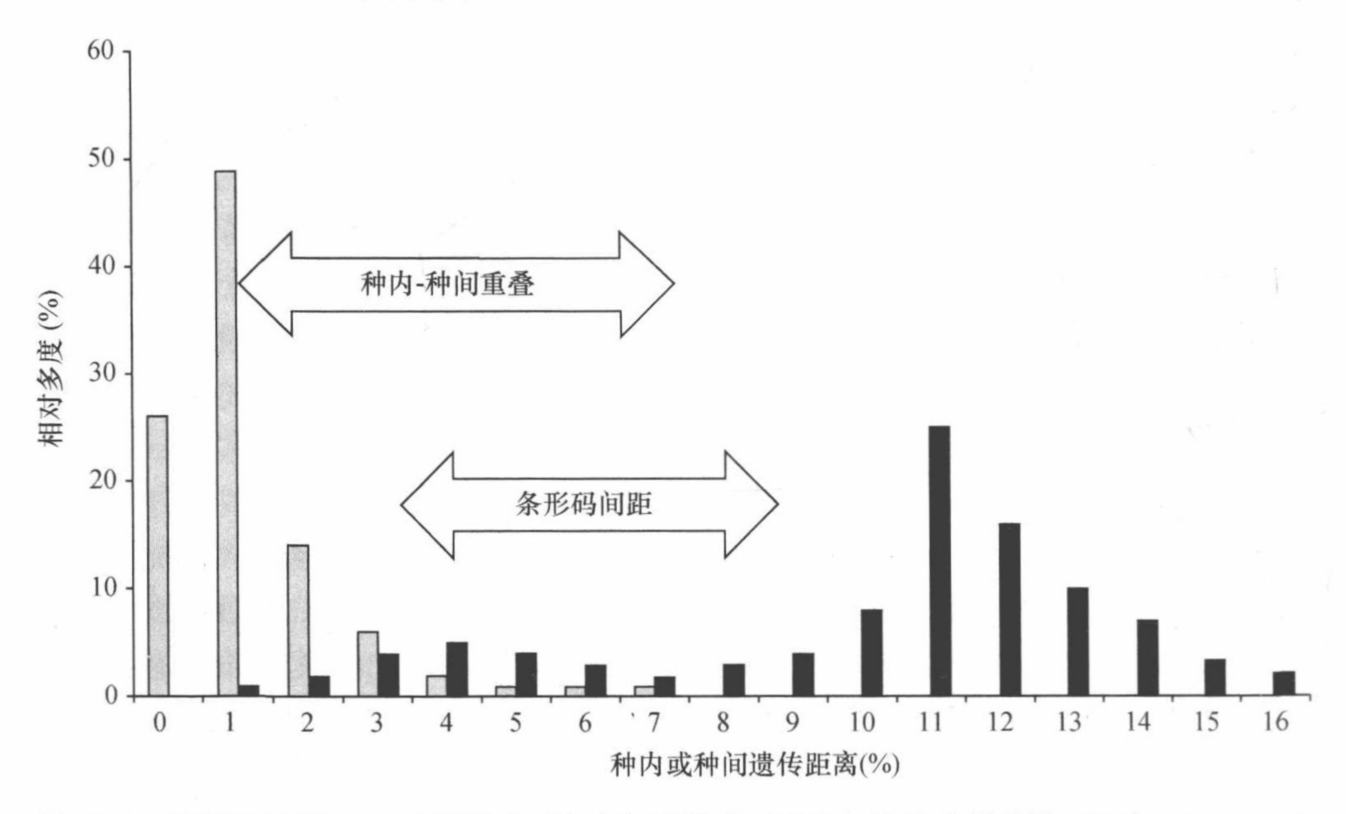


图 15.1　双翅目同源 COI 序列种内（灰色）和种间（黑色）遗传变异重叠（引自 Meier et al. 2006）。“条形码间距”表示期望的条形码间距近似位置和范围。

在鸟和鱼类中 COI 条形码很有效，与鱼类相比，COI 条形码技术为鸟类的研究提供了一个更多种类的模式（Ward 2009）。这是由于对鱼类物种多样性认识还

不够，鱼类存在大量的隐种。在物种划分方面，DNA 条形码技术明显优于形态学方法，与条形码方法不同，形态学方法经常受到外形相似性的影响（Packer et al. 2009）。

植物的线粒体已被证实具有很慢的突变速率，不能用于 DNA 条形码。植物中的另一个细胞器，叶绿体，与动物线粒体基因组相比，植物的叶绿体基因组表现出缓慢的进化率。尽管具有缓慢的进化率，但是叶绿体的 *matK* 基因和 *trnH-psbA* 间隔区的部分片段仍被认为是有效的条形码基因，尤其对南非和哥斯达黎加地区的植物而言（Lahye et al. 2008）。特别是 *matK* 在种内变异型和种间变异型（有一定重叠，见图 15.1）之间具有一个条形码间隙，并且具有足够的分辨率识别出超过 1000 个中美洲兰花种类。这些鉴定出的种类包括隐种，其中一些已经列在了濒临灭绝物种名单［濒危野生动植物种国际贸易公约（CITES）］上。将 *trnH-psbA* 序列变异添加到 *matK* 数据中，仅仅是稍微地提高了分析的可靠性。

最近，生物条码联盟（CBOL）的植物工作组（2009）宣布，采用叶绿体基因 *matK* 和 *rbcL* 作为植物的标准化 DNA 条形码技术。尽管利用了两个位点，但是对包括 34 属 95 种 259 个个体的样本的物种识别仅可以达到 72%。这显然比在动物中的 COI 轨迹（基因）研究的精准性差多了。Kress 等（2009）利用了 3 个位点的方法（*matK+rbcL+trnH-PsbA*），利用比对搜寻工具 BLAST 校正，研究巴拿马研究样地中的 296 个树种，识别出超过 98%的物种，但是 3 个基因的实验需要消耗昂贵的成本和大量的时间，这对基础的条形码项目是一个挑战。

生态学的应用表明，条形码技术可以通过测序野外动物胃中食物中的有机体序列，从而识别食物中所包含的物种，如磷虾（Passmore et al. 2006）。“生命条形码”项目的另一个优势在于有能力说明那些单细胞生命体的多样性。然而，对真核微生物的条形码研究还很少，但是随着新的基因组技术的应用，这一领域的前景将更广阔（Frezal & Leblois 2008）。

（2）单个位点条形码技术的缺陷

尽管 COI 基因在许多动物类群中是一个很好用的条形码基因（Hebert et al. 2003），但是仍有证据表明 COI 条形码对于两栖生物类并不是很适用（Vences et al. 2005a）。两栖生物的 COI 基因变异度普遍较高（种内达到 7%～14%，最大的可以达到 18%），与种间差异出现重叠。这使得引物位点上的高变异性，使得 COI 基因序列扩增困难。两栖动物的 COI 基因序列具有较高的变异度，并不是由过量替代率所造成，而是由线粒体深度分化造成的，而且这种变异度会通过频繁的基因渗透和不完全谱系分选而增加。这常常导致了鉴定结果的不一致。有肺类的陆地蜗牛种类的线粒体也存在高度分化（Thomaz et al. 1996）。Vences 等（2005b）提出用线粒体中的 16S rRNA 基因作为两栖动物（或其他脊椎动物）的条形码位点。他们认为 16S rRNA 引物位点具有更少的替换，其 DNA 片段的扩增比 COI 的引

物更可靠。另外，16S rRNA 能够重建脊椎动物主要的单源分支，区分相近的姐妹种，描述单个种群的特征，而 COI 基因是不能的。对于陆地上的蜗牛，16S rRNA 的检测效果明显比 COI 好得多（Steinke et al. 2005）。Jansen 等（2009）认为不能使用 COI 条形码来划分新北区蚂蚁的种类，发现古北区蚂蚁的种内和种间差距存在较大的重叠区。Davison 等（2009）强调指出，在定义物种时，具有较好的基准数据是十分重要的。如果一个基准无法获得，那么种类的界定就有可能不正确。在海绵动物门和珊瑚虫类群中，线粒体DNA进化要比其他后生动物慢得多（Huang et al. 2008）。在这些类别中，我们不可能用 COI 去区分不同的物种，因为一些即使外部形态较清楚的物种亦可能具有同一个条形码。

具有良好的条形码属性的序列单元（基因）在不同分类类群上会有不同的大小和位置。这会降低单位点条形码的有效性。Roe 和 Sperling（2007）调查了 COI 和 COII 两个位点，并评估了它们作为条形码的有用性。对于这两个单元，他们对包括全长 2.3kb 区域使用一个 600bp 滑动窗口分析了进化模式。他们发现不同分类单元间的最大差异位置是高度可变的，并不局限于 COI 条形码区域。像以往一样，他们发现种内和种间分化存在一个较大的重叠区。他们还通过转换/颠换指数发现突变饱和区域，这个指数与 DNA 分化水平的相关性有限。他们的结论是，在 COI 和 COII 基因上，对于所有类群不存在一个长度为 600bp 的最佳区域，建议从不同的种群分析多个样品来增加采样强度。

基于类似的理由，针对条形码数据系统的数据也受到了这样的批评（BOLD，www.barcodinglife.org）。这个数据库的特点是对其他基因数据库进行了大量的改进，如要求追踪数据提交、追踪数据质量控制、最原始遗传数据的标本证明、照片证明等（Ratnasingham & Hebert 2007）。最常见的争议是利用距离方法去鉴定和划分一个物种。在一篇关于研究双翅目的文章中，使用了 449 个物种及 1333 条 COI 序列，Meier 等（2006）发现如果遵循基于树鉴定种类的标准，对物种鉴定的成功率低（<70%）。他们认为，成对距离或者其他相似性测度会导致逻辑上不一致的结果，经常应用邻接（NJ）聚类方法不足以解决数据模糊性，这是因为 NJ 邻接的方法常常仅产生一种树而忽略了其他可能的树。在他们的数据中，他们发现种内和种间的 COI 序列存在一个更宽的重叠部分，物种的 COI 基因分化阈值（一般认为是在 3%左右）是有争议的。然而 DNA 条形码对那些采样完全的分类单元是非常成功的（如豹脚蚊和疟蚊）。

理论上，单基因或单阈值准则是否能够用于那些生殖隔离的生物物种识别？为了回答这个问题，Hickerson 等（2006）在基于树的分析中，使用了互为单系统群并且正式地提出了 10 倍规则，那意味着，相对于每个物种内所观察到的分歧度，两个物种间的平均成对遗传差异应该是 10 倍大小。从理论上来看，这些准则可以识别生殖隔离的物种，识别错误率应该小于 10%，但是前提是生殖隔离至少发生

在 400 万代以前。对于最近形成的物种来说，这个方法是无用的。

为了计算条形码间距，针对同属的 COI 序列而言，常常采用物种内和物种间的序列差异度及种间平均遗传距离。不应采用种间的平均遗传距离，而是应该采用最小的距离（Meier et al. 2008）。这是必要的，因为一个属内最近的种类需要被分开。平均遗传距离方法将使得对那些属内有较多物种时物种的识别变得更加困难。基于非距离的"特征"方法可以帮助规避这个问题。不采用基于距离的方法而由单位点线粒体 DNA 序列来界定物种，基于溯祖模型的方法可能更合适。在一个包含 4 个目 12 个科 1641 个个体的昆虫数据集中，这样的一个模型能够划分出 370 个推测的物种，而它们由核 DNA 变异或者形态特征所证实（Monaghan et al. 2009）。这些被界定的类群代表进化的实体，而不是基于相似性的操作单元。

（3）核线粒体假基因（numt）

核线粒体假基因导致了 DNA 条形码的模糊性。核线粒体假基因很容易与同源直系同源 mtDNA 一起扩增，COI 条形码导致过高估计了草蜢和小龙虾中罕见物种的数量（Song et al. 2008）。即使在对假基因进行严格的质量控制，如对插入/缺失、框内终止密码子、核苷酸组成进行筛选之后，也未能识别出所有的假基因。这些发现要求在条形码研究中严格控制质量，有多种方法，包括采用线粒体丰富的组织材料，对较长 DNA 片段的扩增，或选用多个非相邻位点。因为还没有发现简单或快速的调整，假基因对 DNA 条形码技术提出挑战，应对其加以考虑来减少错误的分子推断。

在用通用引物对后生动物序列进行扩增时获得的效果并不是很好，而且在同时使用简并引物和较低的退火温度时，会降低 DNA 片段的扩增效率，就有误的分子推断和快速廉价的 DNA 条形码技术而言，这是通用引用存在的另一个严重不足之处（Siddall et al. 2009）。特异性的丧失会导致错误 DNA 片段的扩增，然后其进入数据库，影响了条形码的正确性。

（4）（单基因座）DNA 条形码以外的技术

Frezal 和 Leblois（2008）对 DNA 条形码领域做了一个特别好的总结与回顾。他们讨论了 DNA 条形码所取得的成就，并且清晰地指出条形码技术的局限性。正如前面所讨论的，这些限制包括对不同类群样品采集的不足（抽样间隙），线粒体假基因的拷贝数（numt），基于线粒体 DNA 的定种，以及采用距离法对序列进行了错误定种。另外还有，仅采用一个 600bp 的线粒体 DNA 片段描述一个新物种却没有一个真实样本的情况下所存在的固有问题。例如，对于较小的种群，基因渗透、突变速率不一致或者存在异质性的时候，用线粒体 DNA 来定义一个物种是不够充分的。许多这样的条件经常会出现在那些用来评估生物多样性的种群样本中（Rubinoff et al. 2006）。因为单个位点方法不可能适合于整个真核系统，所以提出基于多位点条形码的想法。例如，在植物中，你可以利用一个"标识符"

给出高级的分类单元的正确界定，再针对物种的分辨率来修改“标识符”。然而，当应用于已经按照其他的标准进行过分类的物种时，条形码技术的价值争议就很小，DNA 条形码应用于定义异常的生物多样性时，仍然是有争议的（Blaxter et al. 2005；Rubinoff et al. 2006；Frezal & Leblois 2008）。

像 DNA 条形码技术一样，致力于对海洋生物多样性进行评估的研究方法是由 Craig Venter 提出的（Venter et al. 2004；Rusch et al. 2007）。他的团队在目标生物和技术方面选择了一个不同的方法。他们采集了海洋微生物种群的水样，利用鸟枪克隆法去获得序列文库。在他们的第一次尝试中，Venter 及其团队根据序列的相关关系识别出 1800 个物种的基因组，包括 148 种先前未知的细菌类型（phylotype）。重要的是，他们意识到所采用的方法是昂贵的，没有标准化，离简约的要求还很远。Venter 等预测了测序的经济成本会有巨大变化，会使得大规模的遗传多样性的评估变得可行。

单位点 DNA 条形码技术在方法和评价生物多样性上并不是一个十分有力的工具。只是在较少且研究深入的类群中应用较为成功，它从引物到分析都存在许多不足，有些生物体类群甚至无法使用。未来的基因条码系统应该最好包括多个独立的（彼此无联系）并且在基因组上广泛分布的位点。另外，标记物应该展示出不同的辨识率。Venter 等（2004）最接近使这样的方法了，但被鸟枪克隆法和 Sanger 测序的成本限制。不久的将来，下一代的测序技术将会使基因组水平上的条形码广泛应用。

15.3.4 生物多样性评估的基因组技术

下一代科技的发展提升了测序能力，这将进一步扩展我们在生物多样性上的知识。尽管最通常应用于微生物多样性的阐述（见第 16 章），但基因组技术将促进生物多样性评价的三个关键领域：①生物多样性的测量；②生物多样性的维持；③生物多样性的恢复。

DNA 序列在物种多样性测量中至关重要。无论是利用 DNA 条形码还是其他的基因位点，下一代测序技术将为检测种类提供一个快速诊断的工具。在单个反应中，下一代技术可以分析超过 100 万条序列（www.454.com）。当进行包括多个物种的样本筛选时，单个序列与已有的序列进行比较，从而鉴定出种类。例如，Valentini 等（2009）和 Deagle 等（2009）利用这个方法分别检查了植食性动物和毛皮海豹胃中食物的生物多样性。下一代的测序技术对那些历史上保留的样本进行测序来确定古老生物的多样性也是十分有价值的（Millar et al. 2008）。利用焦磷酸测序法，Blow 等（2008）能够对一颗 69 000 年前的不明牙齿进行鉴定，结果显示它属于草原野牛的祖先。种类鉴定对评估过去和目前的生物多样性来说是非

常重要的，而完整的基因组和遗传变异分析将有益于维护现存的生物多样性。

生物多样性的维持或保护主要是关注濒危或衰退的物种。最近，获得了第一个濒危物种的完整基因组序列，即大熊猫的全基因组序列（*Ailuropoda melanoleuca*；Ruiqiang et al. 2010）。作者首次阐述了真正基于下一代测序方法的一个真核基因组的组装。除了对多个独特的进化性状的评估，作者检测到了 270 多万个 SNP。单核苷酸多态性，或者其他的基因组水平上的遗传标记，对生物多样性保护是十分重要的。例如，SNP 已经用于对欧洲和美洲的野牛进行“辅助标记”人工繁殖策略（Pertoldi et al. 2009）。分子标记辅助育种策略将减少近亲繁殖，从而减少致命的等位基因表达，如加利福尼亚秃鹫的软骨营养不良症（Romanov et al. 2009）。基因组学也将促进关于种群间适应性差异的研究。与中性序列相比，绝大多数的 SNP 和微卫星，适应性位点能够提供生态压力作用下进化差异的更好估计（Gebremedhin et al. 2009）。关于两栖动物适应性位点的基因组研究提供了有关种群对衰退因素敏感的遗传变异的认识（Storfer et al. 2009）。在不远的将来，一些项目，如对 10 000 个脊椎动物基因组进行测序（1 万个基因组科学群体；Hayden 2009），不仅提供更多的中性和适应性标记，而且能推进我们对生物多样性进化机制的理解。

基因组技术在生物多样性研究应用中的最后也最有争议的一个问题是关于灭绝物种的复活。物种的复活已经变成现实。2009 年，人们将已灭绝 2000 年的野山羊（*Capra pyrenaica pyrenaica*）通过克隆而复活，但克隆体仅活了几分钟，就死于肺衰竭（Folch et al. 2009）。尽管核移植技术用于克隆野山羊，但它很快可以简单地利用基因组序列再生生物多样性。Nicholls（2009）指出，由基因组序列来复活灭绝猛犸象存在固有的困难，但可行性并没有完全被排除。灭绝的生物多样性的重建引出了许多有争议的生物和伦理问题，但是它对生物多样性的影响不能被忽视（见 Pina-Alguilar et al. 2009 的评论）。

15.4　展望

在不久的将来，基于遗传学方法的生物多样性评估肯定会继续依赖于技术，如 DNA 条形码技术和全基因组测序，甚至是二者的结合，这时 DNA 条形码利用了更完善的全基因组特征。

对于 DNA 条形码技术来说，我们寄希望于下一代测序技术，其成本可以大幅度降低。这种成本的降低相当于过去十年的 4 个数量级，促使科学家提出了一个包括 10 000 个基因组的项目，这个项目致力于完成 10 000 个具有代表性的脊椎动物的基因组（Genome 10K Community of Scientists 2009）。这种建议在几年以前看来就像科幻一样，但是现在变得触手可及，实现这个计划只需要降低一个数量

级的成本。当 DNA 条形码技术是基于基因组覆盖度水平上的单核苷酸多态性，我们就很容易理解了。

全基因组的可获得性在遗传多样性评估方面是一个巨大的突破，就像在医学方面完成人类基因组计划一样。随着全基因序列的普及，其将促进我们对遗传变异的理解，遗传变异在几十年以前一直是十分难于理解的，尤其是适应性的遗传变异。随着对适应性遗传变异的认识，我们对现存的生物多样性的进化过程有一个更好的理解。生物多样性是否应采用“物种”或“基因型”来评价变成了哲学上的问题。在现实中，由于它们容易获得，我们仍会利用基因型数据。最后，对未来是否使用基因技术来重建已灭绝的生物多样性仍然存在争议。

15.5 要点

1）个体和种群的遗传多样性是物种多样性的重要组成，其对生物群落多样性也是十分重要的。

2）可使用分子遗传标记测量遗传多样性，每个遗传标记具有不同的进化速率，从而具有不同的分辨率。不同的生物多样性问题需要选择合适的分辨率标记。

3）遗传分析是揭示进化史和物种分类地位的重要工具，尤其是那些用其他方法无法解决的隐种问题。

4）在评估野生生物多样性方面，非介入方法变得更加重要了，作为新的技术，其让我们得以从更少的样品中获得更多的信息。随着分子技术使用上的简便和廉价，它们会得到更多生物学家和管理者的使用。

5）当条形码技术应用于那些先前由其他标准来定义的物种的鉴定时，它的价值已经被广泛地接受了，但是当条形码应用于新的物种鉴定时仍然存在一定的争议。然而，条形码技术是一种新型的技术，它在遗传生物多样性评估领域有着广阔的前景，尤其是当基因组水平上条形码得以应用时。

6）基因组技术的发展对评估过去和现在的生物多样性，以及测量现有的中性和适应性的生物多样性是非常重要的。极有可能，在未来可通过生成一个完整的基因组序列来重建已灭绝的生物多样性。

第五部分

应　　用



第16章

微生物多样性和生态学

Lise Øvreås, Thomas P. Curtis

16.1 引言

微生物多样性无疑是生物多样性研究的最前沿。微生物世界的小尺度和不可预见性容易让人误以为那儿没有什么非常有趣的东西！

> 我没有讨论微生物的多样性。从多样性的观点来看，它们可能是被了解得最少的类群。也许它们的多样性有多种模式，但我对此并不了解。
>
> ——《空间和时间上的物种多样性》(Michael Rosenzweig 1995)

然而，实际情况并非如此。这项前沿的研究为研究者带来多方面的挑战，这些挑战正在一点点地被思考、聚焦和解决。虽然已经取得了很大的进展，但毫无疑问的是，微生物多样性的黄金时代还在我们前方，而不是已经过去。

微生物不仅是地球上最古老、最多样的生物，它们还代表地球生物多样性的绝大多数，并且是生物地球化学主要过程的驱动力。地球从火山一样的不毛之地进化到像今天这样充满各种生命的星球经历了大约 45 亿年。作为最初的生命形态，原核生物在 35 亿年前的化石中被发现。已报道的光合作用和最早生命的证据可追溯到 38 亿年前格陵兰岛上的伊苏阿绿岩带(Isua Greenstone Belt)(Rosing & Frei 2004)。在超过 20 亿年内，原核生物是地球上唯一的生命形态。随着地球环境条件的变化，微生物处于不断的进化之中。由微生物引发的新的环境条件形成新的选择压力，驱使着进化的过程，数千万年来，产生了新的纲、科、属和种。然而我们对微生物多样性知道得很少——我们仅对它的存在有些简单的概念，而对于它是如何产生和维持的知之甚少。生物多样性评价是微生物学中最具挑战也最吸引人的方面之一。从

对目前地球上存在的细菌种类数量估算的范围为 10^4～10^9，就可知道我们在这方面无知的程度。我们在这方面不开窍的部分原因是微生物多样性研究与一般生物多样性研究的分离，也可能是由于微生物多样性显著的不可预见性：缺乏种的概念，不能进行形态学鉴定，以及基于培养的方法的缺陷，培养方法的缺陷还迫使微生物生态学家求助分子生物学家，使用较少的几个保守基因是这些分子生物学家的传统手段。分子生态学的工具仅部分适合于微生物群落这样的微观世界，最好的情况下可以提供给我们对微生物世界的有限的认识，但是在最糟糕的情况下可能会提供完全错误的信息。虽然通过对少数基因（通常是 16S rRNA）的检测和多样性研究已经取得了巨大进展，但是在微生物世界待探索的内容绝不是这几个分子就能概括的。

然而，时代在改变，在生态学探索中合理地组织和使用分子工具是可以预见的，在某些情况下也是可能的。微生物多样性的合理测定是这种改变的关键，在本章我们将介绍基础概念、实验技术及所需的数学方法的基本内容，但这仅仅是一个开始。我们需要记住，微生物学研究是科学而不是会计学。用一个或几个数字来代表微生物生态学是不正确的，仅仅数字不可能捕捉到微生物世界的奇妙和复杂性。

对这个问题最粗略的梳理已令我们吃惊。微生物世界不仅有惊人的多样性（图 16.1），而且有全新的生命形式。当后人对微生物多样性进行系统、认真地探索，并对他们周围的微生物有很好的掌握时，没人知道他们会发现什么珍宝。

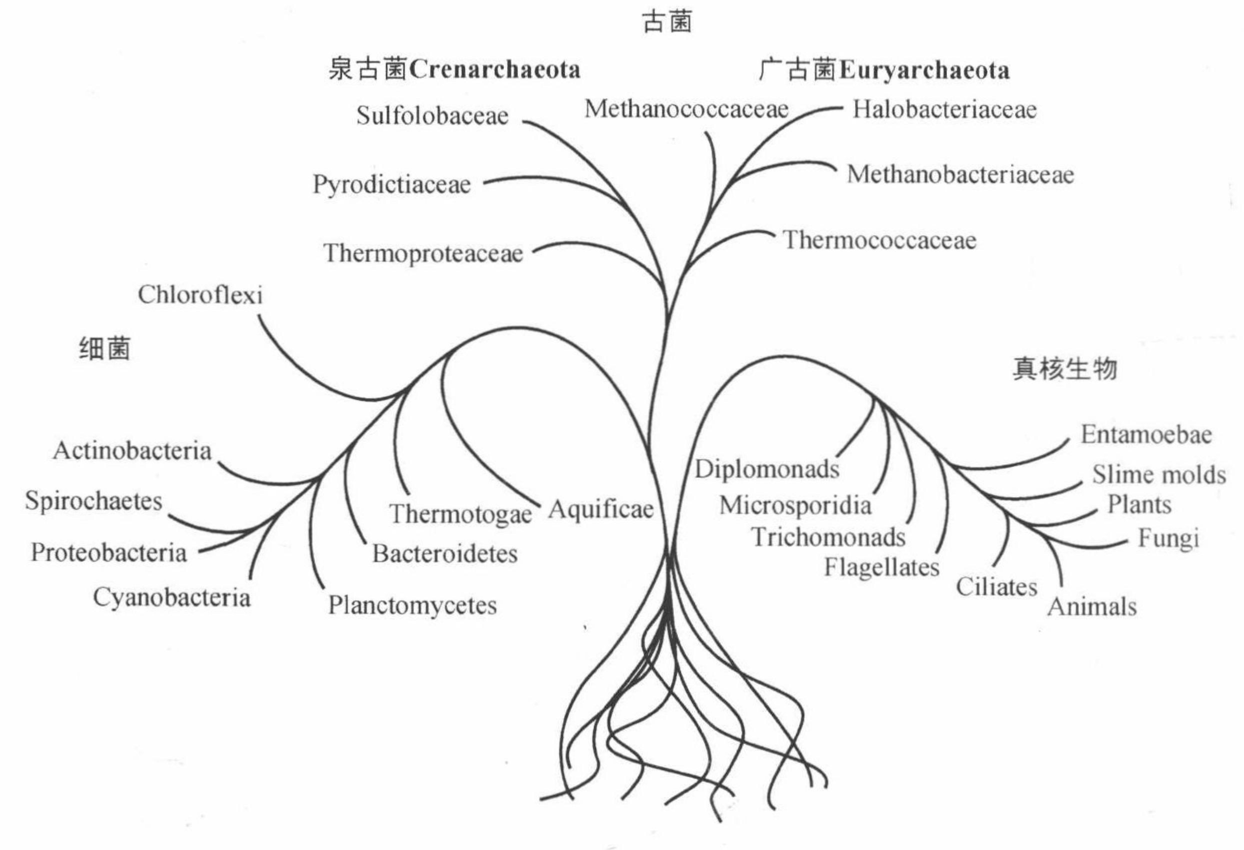


图 16.1 生命树表明：微生物的多样性要比大型生物高很多，其中古菌和细菌占生命树的较大比例。

本章的重点是原核微生物。它们的重要性显而易见，因为它们是地球上迄今为止系统发育多样性最高的类群，并且是所有生物地球化学循环的驱动者，调节着真核生物的养分循环和养分库。

16.2　多样性概念

“微生物多样性”这个术语包含了微生物种群、群落复杂性和变异的不同方面。包括类群（物种）内的遗传变异、群落组成变异、相互作用的复杂性，以及营养级和功能团数量的变异。传统生物多样性以物种为基本单元。由于细菌的物种概念模糊不清，物种这一术语在微生物生态学研究中没有意义。由于我们采用了更为抽象和主观的进化测量方法，在微生物学中“多样性”用于描述微生物之间的定性变化。

因为难以直接分类，通常采用数值分类方法（使用如聚类分析的数学算法）来对细菌进行分类。用这种方法计算细菌分离株之间的差异，然后聚为生物类型。一种生物类型就是一个操作分类单位（operational taxonomic unit，OTU），它可替代种来描述和比较微生物种群和群落。多样性也可用系统发育树来表示，或者通过功能类群的数量来评价。

16.3　系统发育学

由于特定基因的比较分析可用来推断生物的进化途径，因此微生物多样性的测定植根于进化关系（见第 14 章）。这种方法被称作分子系统学，它是基于不同生物同源基因核苷酸序列所存在差异的数量和位置，来揭示有机体谱系随着时间变化的历史。分子系统学的主要目标是建立一个根据进化对生物进行分组的框架，并且通过一个巨大的系统发育树来显示所有生命在遗传上是关联的（见第 15 章）。通常认为早期的生命形式起源于一个有共同进化祖先的基因库。微生物的分类应该是明确的，并且遵循公认的命名准则。具有高度相似性的个体被分到同一组，由此定义出最小分类单元。生物学中物种是基本的分类单位，但是原核微生物的分类很不一致（问题很多），而且物种的概念模棱两可。不过，生命树提供了一个准确的框架来指导所有生物学学科的研究，并且提供了在不同水平上组织生物学知识的理想化模型。

16.4　用作进化钟的 rRNA

在自然界中，有许多进化上保守且存在于大多数物种中的基因，这些基因

需要满足特定标准才可以作为进化钟（evolutionary chronometer）。为了确定进化关系，作为进化钟的基因应满足以下条件：①在生物体间普遍分布；②有明确的结构和功能；③在每个细胞中以多拷贝的形式存在；④整体上保持分子的稳定性；⑤有一段突变速率对应于测定的进化距离的序列（Zuckerka &Pauling 1965；Olsen et al. 1986）。核糖体 RNA 分子的序列最受欢迎，也是最重要的一段序列，它编码了合成蛋白质的核糖体中的一个部分。通过比较核糖体 RNA（rRNA）序列，Carl Woese 建立了一种基于分子序列的系统发育树，它可以把所有生物都联系起来，并且重建生命的历史（Woese 1987）。rRNA 分子以特定的速率进化，在功能上，它的某些区域比其他区域更重要。因此，从最小的细菌到最大的哺乳动物，这种分子功能区的序列几乎是相同的。rRNA 引起了研究者相当大的兴趣，并且是当今测量多样性的主要工具和微生物物种概念的代用品。当将不同生物的 rRNA 序列进行相互比较时，序列的改变可以用来创建一个系统发育树。

16.5 评价多样性的方法

基于序列的生物体差异检测方法的出现，使得微生物生态学家从传统的基于培养的方法困境中解放了出来。不像大型生物，大多数微生物不能根据直接可见的表型和代谢方式进行分类。传统上，为了鉴定一个微生物，在获得纯培养物后还要进行一系列测试来确定其关键特征和生理特性。这不仅很费力，还仅是要开展的工作中的一小部分，因为大多数种类不能（或没有）在实验室培养（Pace 1997）。特定的培养条件会从环境微生物样品中选择性地培养一部分微生物（Staley & Konopka1985）。依赖培养的方法只能给出在特定条件下能够生长的少数微生物的信息。这是一种有失偏颇的方法，只有极小部分的微生物已经或可通过这种培养方式被充分鉴定（Amann et al. 1995）。微生物培养的困难扭曲了我们对微生物多样性的认识，并且限制了我们对微生物世界的理解。

16.5.1 基于 PCR 的方法

使用聚合酶链反应（PCR）扩增群落的 16S rRNA 基因（rDNA）是最常用的微生物多样性评价方法（Pace et al. 1986）。扩增的基因被克隆到大肠杆菌（*Escherichia coli*），用传统测序技术测序，再与其他类群进行比对（Hugenholtz & Pace 1996）。这种方法的优点是可以分析 16S 的较长片段，缺点是克隆和测序耗时费力。虽然建立数百个或更多的克隆文库在技术上是可行的，但在大多数研究中很少在超过一个或两个采样点的样品中这么做。如果要分析稍多几个样品，大多数实验

室仅仅能够或许只能勉强为每个样品做数十个克隆。

因此，群落指纹分析技术得到了青睐。这些技术快速、简单和廉价，可以用来研究在时间和空间上的许多采样点。它们包括变性梯度凝胶电泳（DGGE，Muyzer et al. 1993）、末端限制性片段长度多态性（T-RFLP，Liu et al. 1997）、单链构象多态性（SSCP，Schwieger & Tebbe1998）、核糖体基因间隔分析（RISA，Ranjard et al. 2000）和自动化的 RISA（ARISA，Cardinale et al. 2004）。基于目的基因的序列差异，上述方法可以提供群落中多度最高的成员信息。序列的差异是通过肉眼人工识别或通过机器自动辨别的，并且序列的差异大小是由方法的检出限和分辨率两个因素共同决定的。因此只有数量最多的类群才能被这些方法检出（见方法的流程图，图 16.2，以及检出限和阈值，表 16.1）。虽然这些方法有些缺陷，但是它们目前仍然可能被继续使用。

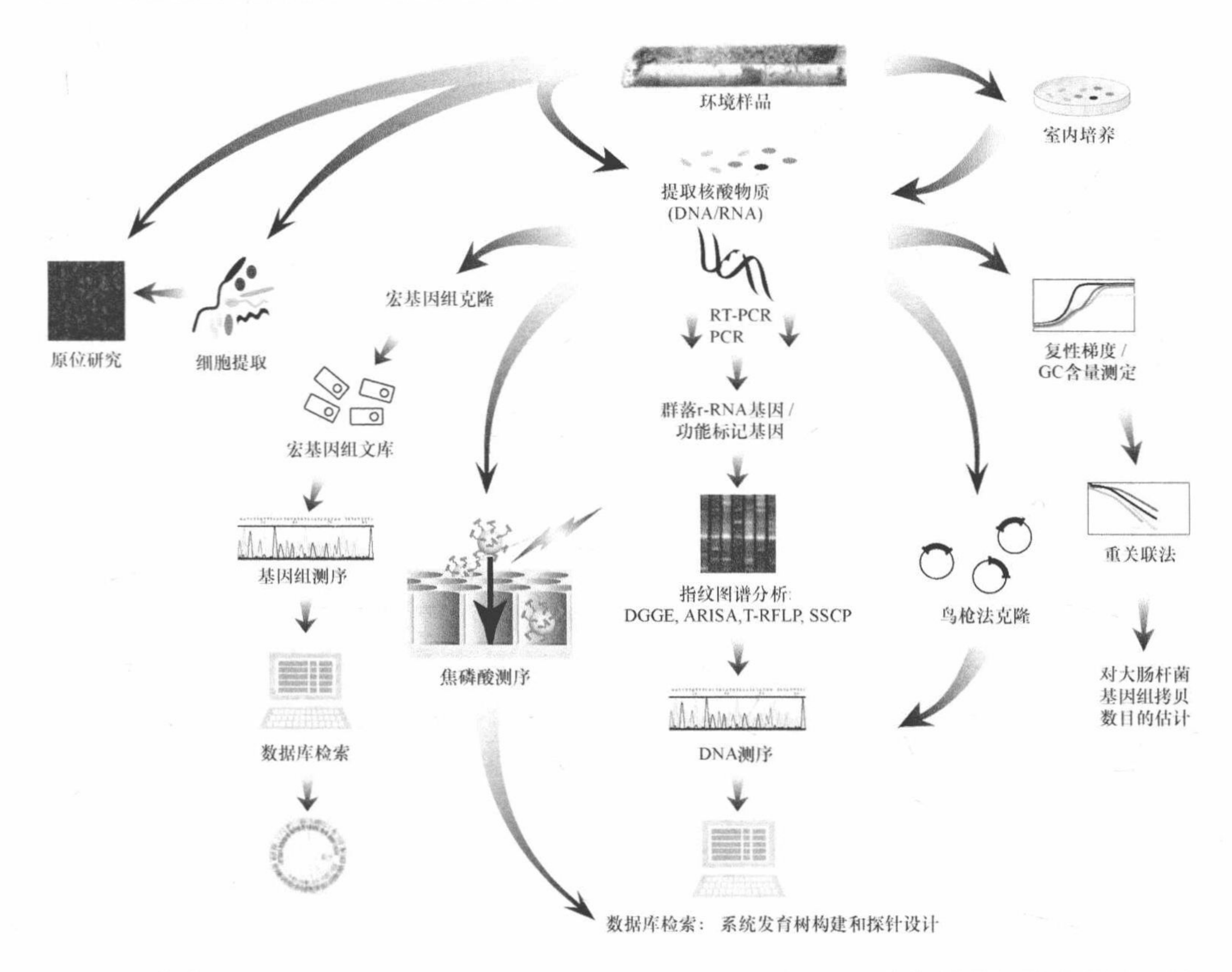


图 16.2　微生物生态学家可用来探索微生物多样性的一组工具。它们之间的关系越来越大。每种方法的更多细节见表 16.1。

表 16.1　微生物样本多样性测定技术一览

方法	序列信息	优点	缺点	样本大小	检出限	参考文献
鸟嘌呤和胞嘧啶	无	无须 PCR，使用提取出的总 DNA	1. 需要大量的 DNA，依赖于细胞裂解和提取的效率 2. 低分辨水平	$1\sim10^{10}$	取决于复性时间	Nusslein & Tiedje 1999 Torsvik et al. 1990a，b Øvreås 2000
核酸复性	无	无须 PCR，使用提取出的总 DNA 给出对总多样性的估计	1. 需要大量的 DNA 2. 仅可获取高的拷贝的序列信息 3. 依赖于细胞的裂解和提取的效率 4. 低分辨率	$1\sim10^{10}$	取决于复性时间	Torsvik et al. 1990a，b Øvreås & Torsvik 1998 Torsvik et al. 2002
宏基因组文库	有，通常用 Sanger 技术	无须 PCR，测定的序列的质量高	非常费力，通量低	$1\sim4000$	1/目标序列数	Tyson et al. 2004 Venter et al. 2004 Tringe et al. 2005
宏转录组分析	有，Sanger 技术	同时获得结构和功能的信息	需要高质量的 RNA，并通过 RT-PCR 产生 cDNA	$10^4\sim10^6$	1/目标序列数	Urich et al. 2008
克隆文库	有，Sanger 技术	高的序列质量，较长的测序片段	PCR 偏差，费力，且通量较低	$20\sim1000$	1/样本量	Hugenholtz & Pace 1996
变性梯度凝胶电泳（DGGE）	可选择的	快速且便宜，可同时分析大量样本	PCR 偏差 易用性较差 分辨率较低，仅可获得多度较高类群的信息，有时一条条带可代表多个物种	$\sim10^5$	~1%生物量	Muyzer et al. 1993， Nakatsu 2007
末端限制性片段长度多态性（T-RFLP）	无	快速且便宜，可自动化且可处理大量序列，高度可重复性，用于比较微生物群落的差别	PCR 偏差 易用性较差 分辨率较低，仅可获得多度较高类群的信息 对引物和限制性内切酶的选择将影响指纹图谱	$\sim10^5$	~1%生物量	Osborn et al. 2000
核糖体 DNA 扩增限制性分析（amplified ribosomal DNA restriction analysis）	无	快速且便宜，检测微生物群落的结构变化	PCR 偏差，分辨率低	$\sim10^5$	~1%生物量	Liu et al. 1997， Tiedje et al. 1999
（自动化的）核糖体基因间隔序列分析（ribosomal intergenic spacer analysis）	无	快速且便宜， 高度可重复 可以获得群落概貌	PCR 偏差 易用性较差 分辨率较低，仅可获得多度较高类群的信息	$\sim10^5$	~1%生物量	Fisher & Triplett 1999， Garcia-Martinez et al. 1999
焦磷酸测序	有，较新的测序技术	巨大的样本量	序列较短，测序错误率相对较高	$10^4\sim10^6$	1/样本量	Sogin et al. 2006 Huber et al. 2007

这些基于保守基因的方法是解析微生物群落多样性的重要手段，如分析 16S rRNA 基因和功能基因差异的方法可以提供中等的分辨率。这些分子方法提供了关于现存生物的定性信息，并且已经彻底改变了我们对细菌、古细菌和真核微生物多样性及分布的认识。使用这些方法所获得的结果表明，分析微生物模式系统可以提供有关生态系统功能和稳定性的重要见解。然而，在将宏观生态学的术语和测量指标运用到分析微生物群落所得到的结果和结论时，必须格外小心，因为针对微生物群落的方法仍处于起步阶段。

微生物生态学家量化微生物多样性，以及检验有关微生物群落格局和过程的假设的能力，很大程度上取决于它们表征一个大范围生境中微生物多样性和分布的能力。通常，调查者希望了解压力、干扰和其他生物或非生物的梯度上，群落的相对多样性。用目前的技术研究多样性的真实完整状况是困难的，因为我们不知道微生物群落中到底有什么，我们也无法确定提取或检测方法的准确性。目前对原核生物多样性的研究，通常采用基于 16S rRNA 基因的分析方法，因为这让研究者能够检测和定量那些无法在实验室培养的种系型（phylotype）。该方法可以得到比以往更为全面的多样性评估，进而改善我们对异常丰富的原核生物多样性的认识（Woese 1987；DeLong & Pace 2001；Wellington et al. 2003；Oremland et al. 2005；Nakatsu 2007）。虽然我们对微生物多样性的认识已取得了进展，但进展缓慢，并且在许多方面有缺陷。样本大小取决于可行性，而不是研究的内在要求。由于忽视样本大小所产生的固有限制，以及不了解样本和环境之间存在的关键区别，使用数学方法外推（extrapolate）无法产生一致性的结论。应用这些现代方法已经证实，大多数栖息地的原核多样性程度几乎超出了我们的认知，在复杂的栖息地，估计仅 1g（样品）中就包含 10^4～10^6 个类群（Dykhuizen 1998；Torsvik et al. 1998；Øvreås et al. 2003；Gans et al. 2005）。地球的生物圈包含超过 10^{30} 个个体（Whitman et al. 1998）和数不清的物种。描述这种超乎寻常的多样性的关键是观察和推断等级多度分布，因为大部分群落都有一个代表稀有物种或类群的长尾分布（MacArthur 1960；Curtis & Sloan 2004）。这意味着，少数种类在大多数微生物群落中占主导地位，而绝大多数的种类则相当稀有。

16.5.2　焦磷酸测序技术

新的测序技术，如大规模并行焦磷酸测序技术已将测序带到了另一个层次，最多可在 10h 内完成 4 亿个高质量碱基的测序。这正是我们探索微生物多样性所需达到的测序规模。几年前，焦磷酸测序技术（http://www.454.com）作为一种与鸟枪法测序相比非常便宜的测序技术方法而开发。这种焦磷酸测序技术的优

势在于明显降低的价格和可以快速获得大量的序列。DNA 测序技术最近取得的巨大进步，如 454 焦磷酸测序技术，使对环境样品的宏基因组分析成为现实。正因如此，序列数据呈指数增长。传统的 Sanger 测序仪（每运行一次）测出约 70kb，而 454 测序仪测出 100Mb。因此，计算方面很快成为新的瓶颈。为了搞清这些庞大的数据集的意义，数学建模将在微生物生态学中发挥核心作用。这些新的方法测序错误率较高，早期多样性研究中报道的单个体类型的数量极有可能受到测序错误的影响。然而，这不是一个不可克服的问题（Quince et al. 2009），似乎不太可能影响利用这一技术对多样性估计的数量级（Øvreås et al.，准备中的论文）。

454 测序技术的出现，使得微生物多样性的常规探索终于可以与任务本身要求的规模相匹配。该技术可以对群落提取得到的 DNA 中的特定基因进行扩增和深度测序。该特定基因的多样性是群落多样性的一个指标。应用这种技术生成的一些非常大的数据集的分析已相对简单，然而得到的结果仅仅定性地证实了过去的理论估计——微生物群体具有极高的多样性。Quince 及其合作者（Quince et al. 2008）最近提出了一种探索微生物多样性的更合理和系统的方法，这种方法采用了适当的样本大小来分析那些具有重要意义的样本。

16.5.3 宏基因组学

从原理上讲，直接从一个群落中提取的总 DNA 的分析所产生的信息来源于所有群落成员，可以提供微生物多样性的估计和微生物群落组成的概貌。存储在核酸中的多样性信息可以提供不同分辨率水平的信息。直接从环境样本中提取的 DNA 可以被看作一个大的微生物群落基因组，通常被称为宏基因组。宏基因组方法代表了一种基于群落整体 DNA 的分析。它不仅可以规避培养的问题，而且通过直接克隆和测序来自于环境 DNA 的基因，还可以避免 PCR 偏差。宏基因组学可以相对无偏倚地提供群落结构（物种丰富度和分布）及群落功能（代谢）的信息。在实践中，这些信息很难获得，而且很难分析。

Torsvik 及其合作者（Torsvik et al. 1990b）基于 DNA 组成给出了第一个宏基因组分析，他们分析了土壤中的原核微生物群落。他们的方法假定提取的群落基因组中包含该群落多样性的全部信息。因为 DNA 复性速率取决于给定样品中同源 DNA 的量，通过测定复性 DNA 速率就能测定总的遗传多样性。利用 DNA 复性速率可以计算出样品中的基因组大小，或更精确的基因组复杂性，这一方法被称为群落 DNA 重关联方法（DNA reassociation method）。重关联方法的主要优点是，它提供了对原核微生物群落多样性范围的估计。该方法主要提供环境样品中完全不同的基因组总数的信息，但基于复性曲线的斜率，我们也可以获取一些关

于不同基因组的分布情况。这是一种范围宽、分辨率低和不依赖于培养的评估微生物群落多样性的方法。

另一种宏基因组的方法通过将环境样品中的长基因组 DNA 片段（40～80kb）直接克隆到福斯黏粒（fosmid）或细菌人工染色体（BAC）载体中，从而构建群落的基因文库。通过这种方法可以获取自然环境中单个微生物物种潜在的功能信息，从而研究微生物在生态系统中更广泛的作用（Rondon et al. 2000；Tyson et al. 2004；Tringe et al. 2005）。

虽然仍处于起步阶段，但宏基因组分析已经大大推进了我们对基因组结构、种群的多样性、基因含量和自然微生物群落构建方面的认知。在低复杂度的种群中，宏基因组研究已经促成了多度较高的基因型的全基因组组装，并提供了相应基因型的基因组构成信息。极端环境，如酸性矿山废水（Tyson et al. 2004）、深海的厌氧甲烷氧化区（Hallam et al. 2004）和地热环境（Bhaya et al. 2007），在宏基因组研究领域发挥了带头作用。在许多情况下，这些环境中严格的地球化学条件限制了微生物系统发育的多样性。这种多样性相对较低的系统是极好的研究模板，可以利用它们的宏基因组来研究微观异质性在生态系统的弹性和稳定性方面所发挥的作用。全球海洋采样调查（Global Ocean Sampling Expedition）沿着当年达尔文所乘的贝格尔号的航线对全球海洋进行取样考察，不仅是一项关于海洋环境的十分有趣的研究，也是迄今为止最大的宏基因组研究。

早期的宏基因组研究提供了一些有关生态系统功能的非常重要的见解。也许最突出的例子就是发现视紫质。视紫质是与视网膜结合的发光蛋白，它的功能是作为光驱动的质子泵。编码视紫质的基因最初发现于海洋环境的 BAC 文库（Beja et al. 2001），导致对一种新型的海洋光合营养生物的发现。后来，比较基因组学的方法证明，视紫质广泛分布于海洋环境中不同的细菌类群，并且它对海洋中的光合自养过程有着重要的贡献。此外，基于宏基因组的研究，发现了深海沉积物中的古生菌在厌氧条件下的甲烷氧化代谢或“反向甲烷合成”（Hallam et al. 2004），也引出了对土壤中非嗜热古生菌和海洋浮游生物通过氨氧化过程来获取能量的预测（Schleper et al. 2005）。

另一种研究微生物群落功能基因的方法是利用蛋白质组学。蛋白质组学提供了组织或整个细胞中动态蛋白表达的直接信息。结合基因组学和生物信息学的重大成就，在后基因组时代对所有表达的细胞组分进行系统分析已经成为现实，试图掌握细胞的生物学特性的全貌已成为可能。蛋白质组学一个重要的方面是研究不同的细胞类型或细胞在不同环境条件下表达蛋白的差异。用这种方式可以研究不同生长条件下蛋白质表达的变化。暴露于外部压力，如异常 pH、营养盐限制或金属的存在而诱导蛋白质表达已有报道（Amaro et al. 1991；Seeger & Jerez 1992；

Vera et al. 2003）。

在几乎所有的宏基因组和蛋白质组研究中，都需要一种分子分型方法——通常是基于PCR扩增16S rRNA基因——来表征根据微生物样本的谱系多样性的新基因发现（Venter et al. 2004; Tringe et al. 2005; Gill et al. 2006; Huber et al. 2007）。然而，基于DNA的宏基因组学和多样性研究不能让我们对基因的表达状态得出结论，因此对调查环境中的基因或生物体的功能仍然不能确定。由此，宏基因组学领域的下一步是宏转录组学技术的开发和运用（Urich et al. 2008）。在基于宏转录组学的研究中，使用一种“双RNA”的研究手段，土壤微生物群落的功能分子标记（mRNA）和分类分子标记（rRNA）同时被富集和分析。通过采用这种方法，Urich和他的同事在单个实验中将群落结构与功能联系起来，他们研究发现，尽管多度相对较低，但泉古菌在其生存的生态系统中活性极高（Urich et al. 2008）。

16.6 采样、规模和阈值

在所有生物的多样性估计中，采样都是至关重要的（见第2章和第3章）。微生物世界的个体数量和我们可以检验的序列数量之间的差距值得特别考虑。在一个样本中看到的物种模式，即使是一个相当大的样本，可能看起来也与其来源的实际群落相去甚远。更大的样本量不一定能消除这个问题（图16.3）。

简单地运用物种多度曲线、多样性和相似性指数，以及宏观生态学的其他工具，显然令人怀疑。除了样本大小的问题，还必须考虑检测阈值。对于克隆文库和焦磷酸测序这类方法，阈值就是文库大小的倒数。因此，一个有1000个序列的文库的检出限为1/1000。而分子指纹图谱技术，如DGGE、ARISA和T-RFLP，它们的检出限大约是多度的1%（Muyzer et al. 1993; Bent et al. 2007）。因此，当我们用这些方法简单地推断物种丰富度变化的时候，我们实际上只是评估高于或低于此阈值的类群的数量。检出限之上或检出限之下的物种数反映了样品中类群分布的变化，这有可能与丰富度的变化相关联，也可能只是分布上的变化。此外，当可检测到的类群数量的减少被假定与多样性的丢失有关时，事实却可能是均匀度增加导致更多物种的多度位于检出限以下，结果便是多样性增加的本质被曲解了！

阈值和采样问题给当前所有微生物多样性的研究蒙上了一层阴影（Woodcock et al. 2007）。微生物生态学家在谨慎和结论的合理上会做得很好。我们现有的认知在基于充足样本量的统计分析之后，还有多少仍然成立？我们拭目以待。

图 16.3　从具有相似的多样性和迥然不同的物种多度曲线（均匀、对数级数和对数正态）的人工群落（右列）中模拟的样本（左列）。即使是对有 15 000 个片段的明显很大的样本量，样本的分布从表面看也是相似的（感谢 Sreve Woodcock 运行模拟）。

16.7　估计多样性的数学工具

很显然，我们永远无法直接测量多样性，多样性只能基于数据进行估计或推断。我们不应被最新的测序技术带来的新发现冲昏头脑，使用现在的技术还是无法直接确定群落的多样性。然而，新一代的测序确实意味着这些估计更加可信，并且至少在原则上可以得到合理的验证。我们可用的数学工具可分为 4 组：

1）累积曲线（collectors' curves）；

2）Chao 和 Chao 式（Chao-type）非参数估计；

3）基于假设分布的参数估计；

4）基于推断分布的参数估计。

16.7.1 累积曲线

将所检测的总序列数置于 x 轴，检出的序列的种数置于 y 轴是评估一组序列的一个简单而又直观的方法。估计出曲线的渐近线便可以用于代表总的多样性（Colwell & Coddington 1994）。这种在第 4 章作了详细回顾的方法，并不能处理微生物世界那样具有极高多样性的样本。微生物物种分布的对数性质意味着在远未完全测得所有的多样性时，累积曲线便开始接近渐近线了。这在最初也许不明显。假设某个样本中有 7000 个物种。如果物种分布服从标准的等级分布，多度最高的物种可以达到多度低的物种的 10 000 倍。当有一半的类群已被发现时，每 10^4 个序列中仅会发现一个新的序列。这将是一条非常平坦的累积曲线！对这种渐近线的估计或推断很具有欺骗性，导致作者非常错误地相信他们几乎获取到样品中所有的多样性（Roesch et al. 2007）。从理论和实践上来看，这些方法都不能充分确定物种丰富度。

16.7.2 Chao 氏非参数估计

Anne Chao 开发的一些相关方法，从许多方面看来都是我们现有的工具箱中最富有智慧的工具之一（Chao 1987）。它们的主要优点是对多样性的下限做了数学上的可靠估计（即多样性，无论是什么，都不能低于估计值），并且用起来非常简单。没有对类群的基本分布作任何假设（这就是为什么它们被称为非参数）是这种方法稳健性（鲁棒性）的基础。第 4 章对该方法进行了详细的描述，并且用 Chao 1 的方法举例说明：基于观测得到的总多样性 S，以及第一次和第二次观测分别得到的物种数f_1和f_2，我们可以获得总的多样性的下限估计值$\hat{s}_T$：

$$\hat{s}_T = S + \frac{f_1^2}{2f_2} \tag{16.1}$$

有一些其他类似于 Chao1 的方法，但它们都基于分布，且做出的估计对所采用的分布敏感，有时敏感性可以很强。Schloss 和 Handelsmann（2006b）通过模拟表明，对于一个含有 5000 个物种且物种多度服从对数正态分布的样本，可能需要 18 000～40 000 个个体（条序列）才能获得物种的准确丰富度。然而，均匀分布的样本就只需要 150 个个体（条序列）。因此，在理论上，上述估计值需要的样本大小不小于两倍多样性（丰富度）的平方根，但在现实中，通常需要更大的样本

量。对分布的敏感性依赖于方法本身，所以最好是选择一个方法，并坚持用它。对于微生物生态学家，只要你记住那些方法的估值只是一个下限，那么它们虽然比较粗略，但都还算不错并且快速的工具。目前看来，即使利用焦磷酸测序和数万甚至数十万级别的单样品数据量，这些方法都还是低估了多样性，好在低估通常小于一个数量级（Quince et al. 2008）。我们无法通过使用这些方法来决定是否应该采用一个更大的样本，或者说在后续研究中应该采用多大的样本，同样也不能用上述方法来推测宏基因组研究的样本大小。测序误差会在表面上增加单个体（singleton）类群的数量，所以这些方法对测序误差也特别敏感。这是新一代测序技术的一个典型问题。因此，作为一个基本规律，就像没人知道谁是对的一样，最好的做法就是采用永远不会出错的非参数估计。我们唯一可以确定的是，无论多样性是多少，它很可能都比这些非参数估计值大。

16.7.3　基于假设分布的参数估计

参数估计假设相对多度服从于特定的分布。最有名的可能是 Curtis 和他的同事的方法（Curtis et al. 2002），这种方法受到在第 4 章提到的 Preston 方法的启发，但与其有明显差异。该方法假定物种多度分布是对数正态分布的，从原理上看非常简单。类群多度分布的功能就是描述一定多度下出现的类群数量。描述这种关系的一种方式就是作图，在图中 y 轴表示多度，x 轴表示对应多度的类群数。物种或类群的数量是该曲线下的面积。因此，要确定感兴趣的样本或环境中的总多样性，没有必要去计数每一个物种，只要知道类群多度模式，然后确定曲线下的面积即可。从未有人直接观察到任何微生物样本或群落的类群多度曲线（见下文），这是待描述的微生物世界的大小和目前所用样本大小之间的主要矛盾。然而，我们可以合理地假设快速增长的生物体的物种多度分布曲线通常是对数正态的（MacArthur 1960；Curtis et al. 2002），并且在某些微生物群落中似乎是最有可能的分布（Quince et al. 2008）。

要估计一个群落的多样性，我们必须首先用已有的数据估计物种多度曲线下的面积。幸运的是，物种多度曲线下的面积（这是我们不知道的）和样本中的个体总数（这是我们确实知道的）之间具有相关关系。

这可能表明，样品或环境的多样性（S_T）和样本中的个体总数（N_T）与最大多度类群的多度值（N_{max}）的比率之间有数学关系。这种关系中未知的一点是物种多度曲线的标准偏差，它由多度最小类群的多度（N_{min}）决定，通常假定多度最低的类群仅有一个，且其多度为 1。这显然是一个盲目的假设，但当该假设和真实情况的偏离并不大时，S_T 值并不会受太大影响。

在这些假设下，只要可以估计总个体数和最丰富的类群的个体数，这种方法

就可以用来推断出任何群落或样本的多样性，因此，人们可以基于此方法推断整个海洋的多样性或其中一滴海水的多样性（图 16.4）。

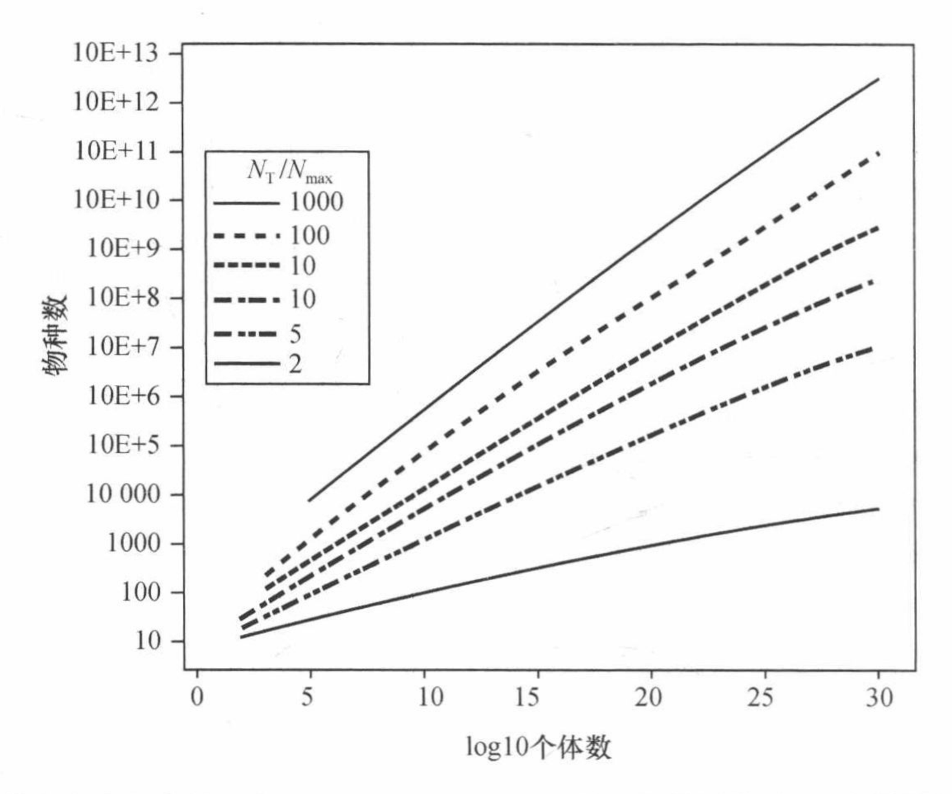


图 16.4　物种丰富度和个体总数之间的关系，N_T/N_{max} 的不同比率超过 30 个数量级，假设 N_{min} 等于 1 及对数正态类群-面积曲线（Curtis et al. 2002）。根据经验，土壤的 N_T/N_{max} 为 10，海洋和湖泊的比率为 4。世界上大约有 10^{30} 个细菌（Whitman et al. 1998）。

在此基础上做出的估计是粗略的，并且缺乏统计学的严谨性。然而，使用该方法的结果和 Bergen 团队基于 DNA 数据做出的估计是一致的：DNA 杂交表明，土壤样本的多样性大大超过海水样本的多样性，并且在几克土中很容易就有超过 3～4000 个类群（Torsvik et al. 1990b）。

原则上，基于高通量测序技术的多样性研究应该避免对类群多度曲线作假设。

16.7.4　从数据推断分布来估计多样性

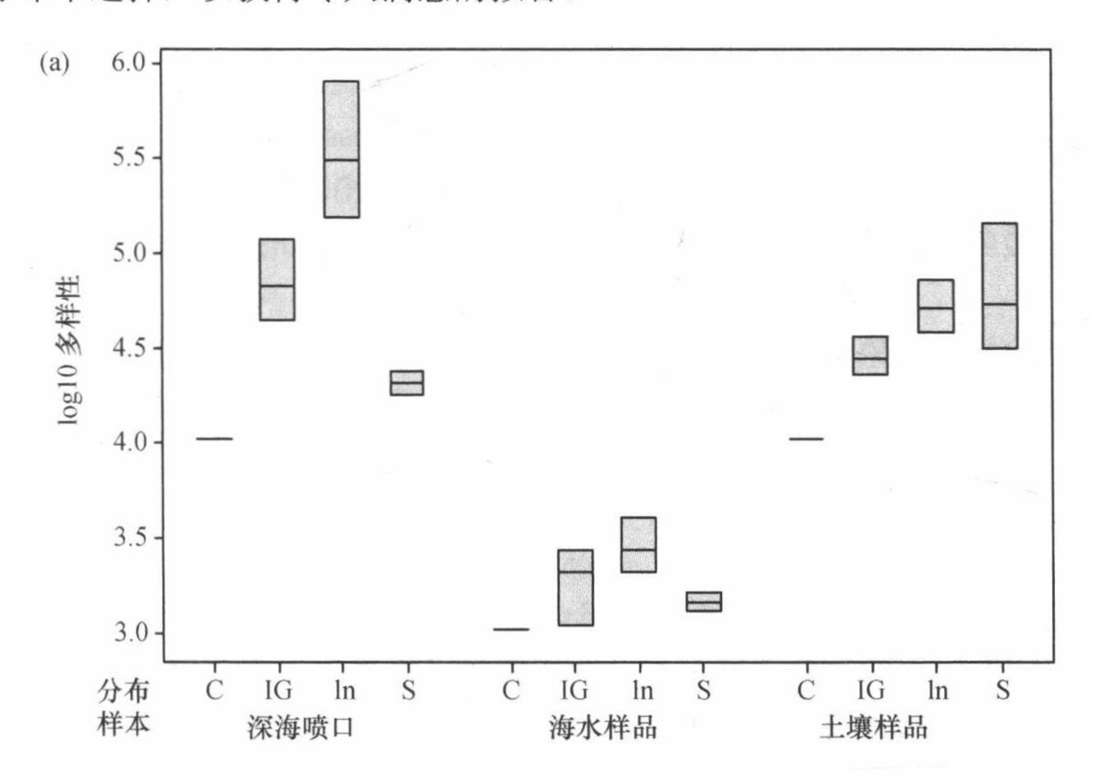
当然，最理想的情况是不假设或忽略数据的分布，而是从数据中推断分布。然而，这样做必须面对样本大小的问题。如果样本量太小，那么分布的参数有很大的不确定性，以致估计无效。这时，依靠假设分布或是相对简单的非参数方法会更好。直到最近，样本才大到足以对类群多度分布参数做出可靠的估计。早期人们试图通过对重关联数据拟合一条多度曲线（Gans et al. 2005）来回避这个问题，但估计出的多样性非常高（每克土壤样品中有约 10^6 个物种）。后来人们对此提出了批评，因为这些估计的方差被证实太高了，以至于不能支持有意义的估计。

Chao 和 Bunge（2002）利用物种多度的 γ 分布，首先开发了一种可靠的基于类

群多度分布估计的多样性估计方法。Hong 等（2006）将这种方法应用到微生物，并且考虑了更加广泛的分布。可能由于他们的数据集太小了，他们也不得不通过使用可用数据集中的一个子集来获得合适的估计。最近，Quince 等（2008）利用新一代焦磷酸测序数据，扩展 Bunge 的似然方法，并演示如何利用他们的方法来确定捕捉到环境样品中一定比例的特定基因或总遗传物质所需的样本大小。Sloan 等（2008）已对微生物的文献做了很好的回顾，Connolly 和 Dornelas 已经在第 10 章中对贝叶斯方法做了一个非常简短的介绍（可以运用到微生物多样性研究中去，译者注）。那些希望进一步了解贝叶斯统计的人可以在其他地方找到有用的参考（Gelman 2003）。

新方法的核心是使用一个似然函数。本质上，根据一个特定数据集的分布（我们观察到的类群多度），利用似然函数可以估计具体模型的参数。这种方法的精妙之处在于，它不仅可以估计特定样本的物种多度分布的参数从而估计其多样性，还可以估计有关这些参数的不确定性，并由此获得多样性估计的不确定性。但是，似然函数不能告诉你选择哪个分布。这仍然是一个依赖于判断力或直觉的问题，但可以对所选择的分布进行评估。

似然函数随后便可与 Monte-Carlo-Markov 链联用，基于数据产生模型参数的分布。物种多度分布的选择目前有很大的随意性。Quince 等（2008）通过对许多数据集的比较发现，对数正态适用于很多但不是所有数据集，并且逆高斯、log-t 和 Sichel 分布在某些情况下也能给出很好的拟合。然而，人们发现指数分布、γ 分布和混合指数分布的表现不尽如人意。在更好的采样环境中多样性估计趋于收敛到 2 倍以内（图 16.5），这表明最好的策略是采用一个足够大的样本，并从一系列的分布中选择，以获得令人满意的拟合。



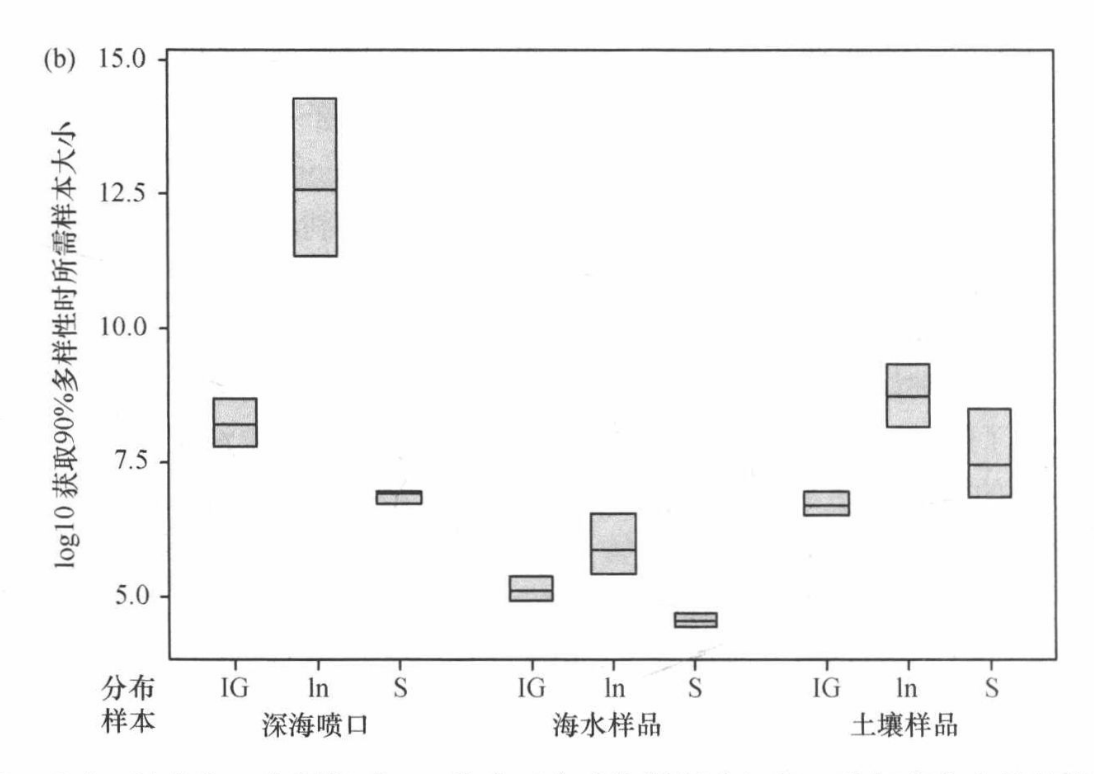


图 16.5 （a）：对来自一个深海喷口、海水（全球海洋调查）和一份加拿大土壤的样本的多度分布拟合进行的贝叶斯多样性估计。估计都是在 95%的置信区间的中位数。ln，对数正态分布；IG，逆高斯分布；S，Sichel 分布。也显示了 Chao 估计。（b）：获取调查类群 90%多样性所需的样本大小（如 16S 片段）。改编自 Quince 等（2008），该文中深海喷口的样本是 FS 396B。

16.8 所需样本量的估计

在对分布有一定的了解后，我们就可以对获得多样性的特定比例所需的样本大小进行估计。从概念上看起来一种比较简单的方法是：选取最合适的类群多度分布，模拟一个符合该分布的群落，并从中取样（Schloss & Handelsman 2006b）。这种方法不仅费力，而且要求定义群落的大小。另一个稍微简练的方法是：利用贝叶斯方法来检验样本大小对类群中观测到的种类所占比例的影响（Chao & Bunge 2002）。

这样的估计很依赖于确定真实物种多度曲线的能力，因此对采样量过少十分敏感，并且可能因测序误差而使得估计值大幅度偏离真实值（图 16.5）。

16.9 深度宏基因组分析

传统上，宏基因组学的研究类似于在黑暗中照相。然而，如果我们知道，或假定我们知道样本的物种多度分布，我们就可以确定需要多少序列来获取宏基因组的特定比例和/或特定多度有机体的所有遗传物质。该流程在其他地方有更详细

的描述（Sloan et al. 2008；Quince et al. 2008），不过它仅是针对获取多样性特定比例所需样本大小估计的一个非常简单的扩展。如果基因组的平均长度是 G，测序所产生的 DNA 序列长度为 R，那么覆盖一个基因组所需的序列 γ 是 G/R。Quince 等（2008）指出，为了计算需要获取基因组特定比例信息的样本大小，必须将 γ 乘以获取物种多样性的相同比例所需的样本大小。因此，基于全球海洋调查的最佳拟合分布，需要 3500 万条序列便可以获取 90%的多样性。上述估计对类群多度曲线高度敏感。如果其分布是对数正态的，那么获取绝大部分的基因组信息可能需要近 10^{10} 个片段。正确地确定类群多度分布的能力，在未来数年对理性探索微生物世界将至关重要。

16.10　展望

在过去 30 年中，微生物多样性的研究依赖于分子工具，从培养的制约中解放出来。其发现令我们惊叹。在未来的几十年里，新一代测序技术、相关的数学模型和计算技术上的发展将把我们从第一代分子生物学方法上样本大小严重不足的约束中解放出来。上述技术的发展使我们能够把对这个前沿学科的探索置于一个合理的基础上。我们还不知道我们会发现什么；极有可能会发现新奇的分子和过程。但有一点是明确的，已知相较于未知少若干个数量级。随着新的分子和模式的出现，以及对采样上的人为误差的识别，很多我们认为已知的也可能被改变并被重新评估，我们需要有数值计算能力并且精通计算机的分子微生物生态学家来探索广阔的前沿。毫无疑问，他们将认为在过去 30 年中所做的大量工作是奇怪且原始的。

16.11　要点

1）从任何角度上讲，微生物生态学都是最令人激动的前沿之一，并且微生物多样性估计才刚刚开始。

2）传统的物种概念在微生物生态学中没有意义，我们需要基于进化生物学的概念，使用更为抽象和任意的进化测量。

3）我们采用从分子的变化推断出的进化关系，从而确定微生物之间的差异。

4）rRNA 是被选择用来推断微生物系统发育的分子。然而，它仅仅给出了群落多样性的概貌，只有考虑了所有的遗传物质，才能推断出多样性的真实情况。

5）基于分子生物学的研究手段已经取代以培养为基础的研究方法，用于探究微生物多样性和我们的生物圈。

6）采样对微生物多样性的估计至关重要，然而，微生物数量和我们可以用来

分析的序列数量之间的差距值得特别关注。

7）多样性是无法直接测量的，必须从现有数据中估计或推断。我们的估计取决于样本本身和取样的环境。

8）新型的大规模并行测序技术的出现，最终可以让微生物多样性研究所需的数据规模和我们的研究能力更加匹配，从而使这一领域的研究更加合理化。

第17章

生物多样性与干扰

Maria Dornelas, Candan U. Soykan, Karl Inne Ugland

17.1 引言

干扰在生物多样性格局和生态过程的形成中起到重要的作用。某些干扰通过清除所有的定居者从而完全地破坏一个群落。尽管如此，对生态群落的周期性干扰可以通过资源的释放（Holt 2008）和促进适应不同环境的物种的共存（Connell 1978）来增加生物多样性。鉴于生物多样性对生态系统的功能（Hooper et al. 2005），特别是生态系统的恢复力有着重要的作用（Folke et al. 2004），精确测量干扰对生物多样性的影响，对于自然资源的管理和保护工作而言是最基础的一步。这里我们回顾生物多样性的测量方法及其对干扰效应的检测能力。

人们在测量干扰对生态系统属性的影响方面已经付出了很大的努力，已发展出很多指数来量化生态完整性（Rice 2000；Costello et al. 2004；Jorgensen et al. 2005）。从个体健康到生态系统功能，已经有很多关于不同组织层次上属性的指数。考虑到本书的重点是物种多样性，我们将讨论限定于群落水平上的指数。值得注意的是，本书做了大量的工作去讨论个体、种群和生态系统水平的测量指数（见 Jorgensen et al. 2005）。即使在群落水平，可供选择的指数也是如此之多，使得针对某一特定目的选择一个合适的指数或者选择一套指数很困难。再者，由于缺乏严谨的比较，对整个群落水平上不同指数的优势与特性还不是很明确[见 Abella et al.（2006）、Patrício et al.（2006）、Salas et al.（2006a，2006b）和 Ware（2008）中有关测量指数比较的例子]。

尽管在应用生态学中对测量人类干扰对生态群落影响的不同指标进行全面评估是一个重要的研究目标，但是这超出了本章研究的范围。我们的目标是围绕一个逻辑框架来组织现有的测量指数，描述它们的优点和局限性，强调未来研究的重要领域，基于目前的知识给出了一些建议。沿着这些线索，在接下来的部分我

们通过不断积累的信息，将各种测量划分为三类：单变量测量指数、基于多度分布的测量指数、多元分析。从这些类别中，我们选择性地分别描述那些经常使用的、有效的或者新颖的测量指数。

17.2 什么是干扰？

在我们可以对生物多样性的干扰效应进行测量之前，认真思考我们所谓的干扰具体指什么，这对我们非常有帮助。“干扰”一词被广泛使用，有大量的含义。其中一个定义是：生态干扰是指能导致死亡或生物量损失的任何情况（Huston 1994）。另一定义包含任何杀死、替换或损害个体的事件（Sousa 1984）。通常一个受到干扰的生态系统被认为是被人类活动所破坏，干扰通常用于与人类威胁相等价的定义。本章我们使用广义上的干扰，同时考虑“自然”和人为干扰。尽管我们的很多例子都是与人类活动相关联的，但我们也试着避免添加任何关于干扰是“好”或者“坏”的判断，只聚焦于测量它们的影响。最后，干扰在时间上改变控制群落动态的规则，潜在地影响生物多样性。然而，干扰来源于多种形式，以不同的方式影响群落。我们将根据干扰的来源、时间尺度、空间尺度、强度和特异性简短地进行讨论概述。

17.2.1 干扰来源

干扰可分为物理的、化学的或者生物的。物理干扰的例子包括火、波、干旱、洪水、冰及风。化学干扰通常与群落不能适应的某一物质的出现有关。这些例子包括大部分类型的污染物、海洋环境中的淡水或者淡水群落中的盐水（尽管在河口区两者都不能真正成为干扰）。生物干扰包括捕食者、竞争者或者疾病的种群暴发，也包括入侵物种的引进。

干扰通常被分为自然的或者人为的。某些干扰很容易就可被划分到这些级别里。例如，火山爆发是明显的自然干扰，而石油泄露是人为的。尽管如此，区分并不总是这么明显：森林大火既可被认为是自然干扰，也可被认为是人类活动的结果。飓风本是自然现象，但是人类对气候的改变似乎增加了它们发生的频率和强度（Schiermeier 2005）。再者，人类活动有时候避免了自然干扰，如洪水，这些对生态学系统都有重要的影响。事实上，鉴于人类对地球的影响，已经越来越难找到原始的群落以了解一个干扰是不是“自然的”。所以，从实际情况来看，根据人类是否能操纵这些干扰，能否将生物多样性及生态系统的服务功能最大化对干扰进行分类将更加有效。在本章的评论中，我们将重点关注由人类产生的干扰，或者能被人类操纵的那些干扰。

17.2.2 时间尺度

生态学家开始意识到群落在不断受到扰动，几乎不能像以前那样保持平衡（Connell & Sousa 1983），干扰的概念从离散的事件干扰演变到一个干扰体系。所以，时间尺度现在被认为是干扰特征的重要一面。测定干扰的时间必须考虑两个方面：持续时间和频率。持续时间被视为干扰影响群落有多久。持续时间是一个连续变量，干扰被认为有两个极端，即胁迫（长周期慢性干扰）和脉冲（短的、离散干扰）（Bender et al. 1984）。有争议的是，一旦群落适应了新的环境条件，前者（即胁迫）最终不再被认为是干扰，但形成的群落可能完全不同于受干扰之前的群落。干扰频率是一个群落多长时间受干扰一次。持续时间和频率决定了干扰对生物多样性格局的影响。例如，珊瑚礁通过驱除共生藻对温度胁迫做出响应，这一过程就是珊瑚白化。长时间的或者频繁的白化事件会导致整个礁石的死亡，然而鉴于白化事件之间足够的时间间隔，珊瑚能够从较短的白化事件中复苏（Anthony et al. 2009）。

17.2.3 空间尺度

干扰的影响及群落恢复的能力与干扰的空间尺度强烈相关。有些干扰是局部的，有些干扰是片段化的，有些则是区域性的。巨大的和空间均质化的干扰通常对生物多样性产生有害的影响。而小的片段化的干扰却能增强区域多样性（Huston 1994）。事实上，像农业生态系统一类的景观条件的均质化对生物多样性是一种威胁（Dornelas et al. 2009）。最重要的是，空间尺度决定了怎样有效地利用管理工具才能保护群落免受干扰。例如，保护区能有效地阻止其内部的打猎或者捕捞，但是不能保护群落免受由气候变化导致的或其他地区污染扩散的影响。

17.2.4 强度

群落不断地经受各种各样的扰动，有生态上的，也有环境上的。我们可以将干扰认为是对群落产生显著后果的强烈扰动。干扰的强度可以通过活动中产生的爆破力或者它所造成的破坏的程度来测量（Sousa 1984）。干扰越强，对生物多样性格局产生的影响越大。尽管如此，但即使是群落中看起来微小的变化也可能对生态系统服务产生剧烈的影响（Hooper et al. 2005）。因为物种多度呈现典型的高度不对称，单一物种的损失可能与总生物量的显著降低相对应（Gaston & Fuller 2008）。出于同样的理由，只有小部分个体的损失有可能与很多物种的消失相对应，因为大部分物种是稀有种，所以我们需要强有力的生物多样性指数以检测到干扰

的细微影响。

17.2.5 特异性

物种经受干扰的能力是不一样的，而不同的干扰在是否影响大部分物种或者个别物种方面也是不一样的。一方面，有些干扰如火，对物种的影响是不加选择的。另一方面，如疾病的暴发就能够影响单一物种。所以，干扰对生物多样性的影响有时候是显著降低物种的数量，有时候是转而降低群落中优势种的数量，通常是两者兼而有之。另外，干扰既会产生直接的影响，也会产生间接的影响。例如，森林大火可能直接移除树木，间接影响那些依赖树木作为生境或者那些利用树木移除所释放的资源的所有物种。

17.2.6 小结

不同的干扰对生物多样性产生不同的影响，所以不存在单个理想的测量生物多样性的指数来检测干扰的影响也是不足为奇的。在测量干扰的影响时，尽量明确所调查的干扰性质，以及对我们所认为的这些干扰对群落产生的影响进行预测是很重要的。具体说明这些期望，会使我们能够选择合适的生物多样性指数来检测干扰的影响。下一部分我们将探索检测这些影响的可行方法。

17.3 研究现状：测量干扰对生物多样性的影响

生物多样性指数可以根据保留有多少信息来组织。单变量指数是最早使用也是使用最广泛的，但是通过压缩到单个值而保留的信息最少。基于多度分布的测量指数，试图通过忽略物种特征来保留更多信息和一般性（最终可对不同生物地理区域甚至不同生境的群落进行比较）。最后，多元指数保留包括物种特征的最多的信息，所以允许对组成变化的检测。本章我们评论现有的指数并讨论它们的优缺点（表 17.1）。我们不会试图详尽介绍所有可用的指数，仅集中于有代表性的例子。

17.3.1 单变量指数

单变量指数通常分为三类：基于物种多度、物种均匀度和物种多样性的指数。我们不去细致地描述它们都是如何计算的，因为第 4 章和第 5 章分别致力于物种多度的估计和多样性的比较及均匀度指数。对这三类指数，我们添加了谱系多样性和性状多样性，分别在第 13 章和第 14 章作了详尽的讨论。但其仍然值得我们再提，因为它们对环境的评估有潜在的应用（Warwick & Clarke 1998；Rosenfeld 2002）。

表 17.1　可用于量化干扰对多样性影响的方法的例子

方法	优点	缺点	评论	可用软件
单变量的 物种丰富度 物种均匀度 物种多样性 谱系多样性 性状多样性	解释简单，易于计算，常规的	对更多细微的变化反应不灵敏	物种丰富度和均匀度互相补充 多样性指数可能覆盖组成差异 谱系和性状多样性很有前景	EstimateS，Primer，EcoSim
SAD 非参数法 等级多度斜率 eCDF *K* 优势度 ABC 曲线 Q 统计 粒径谱 参数法 对数连续 α 对数正态 Gambin 比	常规，更强大，灵活多变，允许测试多重不同的影响：稀有种，优势种，群落结构	推荐了很多方法，但是不规范，不常用	更多方法不断出现的有前景的领域 必要方法之间的比较	
多变量分析 R-模型方法 Q-模型方法	强大，灵活多变，允许测试多种不同的影响：稀有种，优势种，物种组成	样点特异性，有时候很难解释	R 模型允许不同物种对总的格局的贡献的鉴定 Q 模型方法经常产生更加可解释的结果	R 程序中的 Vegan 软件包 Primer CANOCO

恰恰因为是基础研究中使用最普遍的多样性指数，物种丰富度也是用于测量人类干扰对于生态群落影响的最常用的度量（Costello et al. 2004）。尽管在高干扰水平时物种多度经常下降，但许多问题仍然会影响它的性能。首先，在特定环境下，丰富度对干扰的反应相对不敏感，在人类显著的影响下仍表现出很小的变化（Chapin et al. 2000；Hillebrand et al. 2008）。其次，丰富度通常遵照单峰或者驼峰格局，在干扰的中间水平出现峰值（Grime 1973a；Horn 1975；Connell 1978；Huston 1979；Sousa 1979）。最后，物种丰富度的估计与采样面积、样本大小和采集的样本数量成正比，使得不同采样强度的样点之间的比较复杂化（Gotelli & Colwell 2001；Magurran 2004；也见第 4 章）。先将这些注意事项放在一边，易于计算（仅需要出现-未出现数据）和直观的吸引力使得物种丰富度成为一个基础的生物多样性指数，应该被用于干扰的影响的研究中。

物种均匀度——一个群落中物种多度的相对对称性——对人类干扰的响应比物种多度快很多（Hillebrand et al. 2008）。此外，物种均匀度指数补充了由物种

多度揭示的格局的经验证据在不断增加（Death & Zimmerman 2005；Pillans et al. 2007；见框 17.1）。均匀度指标使用的动力源于 Smith 和 Wilson（1996）有影响力的评论，他们认定了一套优先度量的指标。确切地说，作者通过推荐 4 种指数总结了他们的研究，这些指数均能满足任何测量均匀度的指标的一系列要求和标准，即 Simposon 均匀度、Carmago 均匀度、Nee 指数（E_Q）和现在称为 Smith-Wilson 均匀度的指数（E_{var}）。这些因素的组合已经激起了人们对由人类干扰导致的均匀度变化的测量的极大兴趣，鼓励很多作者在他们的研究中使用均匀度指数（如见 Stewart et al. 2005，Todd 2006，Dampier et al. 2007）。报道均匀度变化的经验性研究在不断积累，但是对这样变化的含义和原因的了解还是很少。迄今为止，一个很重要但尚未被研究过的主题涉及发展理论框架来解释出现的格局，以及人类活动导致的对均匀度未来变化的预测（见 Dorbner et al. 1998 所做出的有希望的第一步）。

框 17.1　物种丰富度与均匀度的互补性

Death 和 Zimmerman（2005）研究了新西兰 10 条底质移动（自然干扰）不同的溪流水生无脊椎动物的生物多样性格局。对每一条溪流，他们比较了原生林冠层下面和由草原包围的样点（人类干扰）的群落。他们的主要结论是“那些山涧溪流的无脊椎动物群落同时受到河床的稳定性和有无森林冠层的强烈影响”。这一结论也受到多重互补的多样性指数的影响。

对每个样本，作者都计算了稀有种的丰富度（对采样强度进行标准化的物种丰富度估计（见第 4 章）和均匀度［使用 Smith-Wilson 指数，E_{var}（见第 5 章，框 5.1）］。物种丰富度可使作者得以检测到增长的自然干扰（通过 Stone 移动测量）效应。

尽管如此，稀有种丰富度在林冠层样点和草地样点之间并没有不同［图 17.1（a）］，因此无法检测人类干扰的影响。E_{var} 在林冠层和开阔的草地样点之间有显著不同，其中在未受干扰的原生林的均匀度更大［图 17.1（b）］。这个例子很好地描述了物种丰富度和均匀度的互补性质，所以证实了同时测量两个值而不是将它们组合到某一单一的指数中更有价值。

物种多样性（Hurlbert 1971），也被称为异质性指数（Peet 1974），试图将均匀度和物种多度连接到单一实体中。围绕这样的目的，人们已经开发出一系列多样性指数，包括最常用的 Shannon 指数（其他常用的指数包括 Shannon 均匀度、Simpson 优势度、Hill 多样性指数和 Brillouin 指数）。这些指数在强调多

度与均匀度的程度上不一样（Huston 1994；Magurran 2004），但是它们都有一定程度的混淆。所以不同的群落状态对一个给定的指数可能有同样的值，这些指数作为一个整体在各种各样的条件下表现很差（Magurran 2004）。尽管数十年来都有人对这些指数的使用提出过警告（如 Hurlbert 1971），但它们仍然很受欢迎。所以在读者的心里是没有混淆的，我们要求使用单变量指数将丰富度和

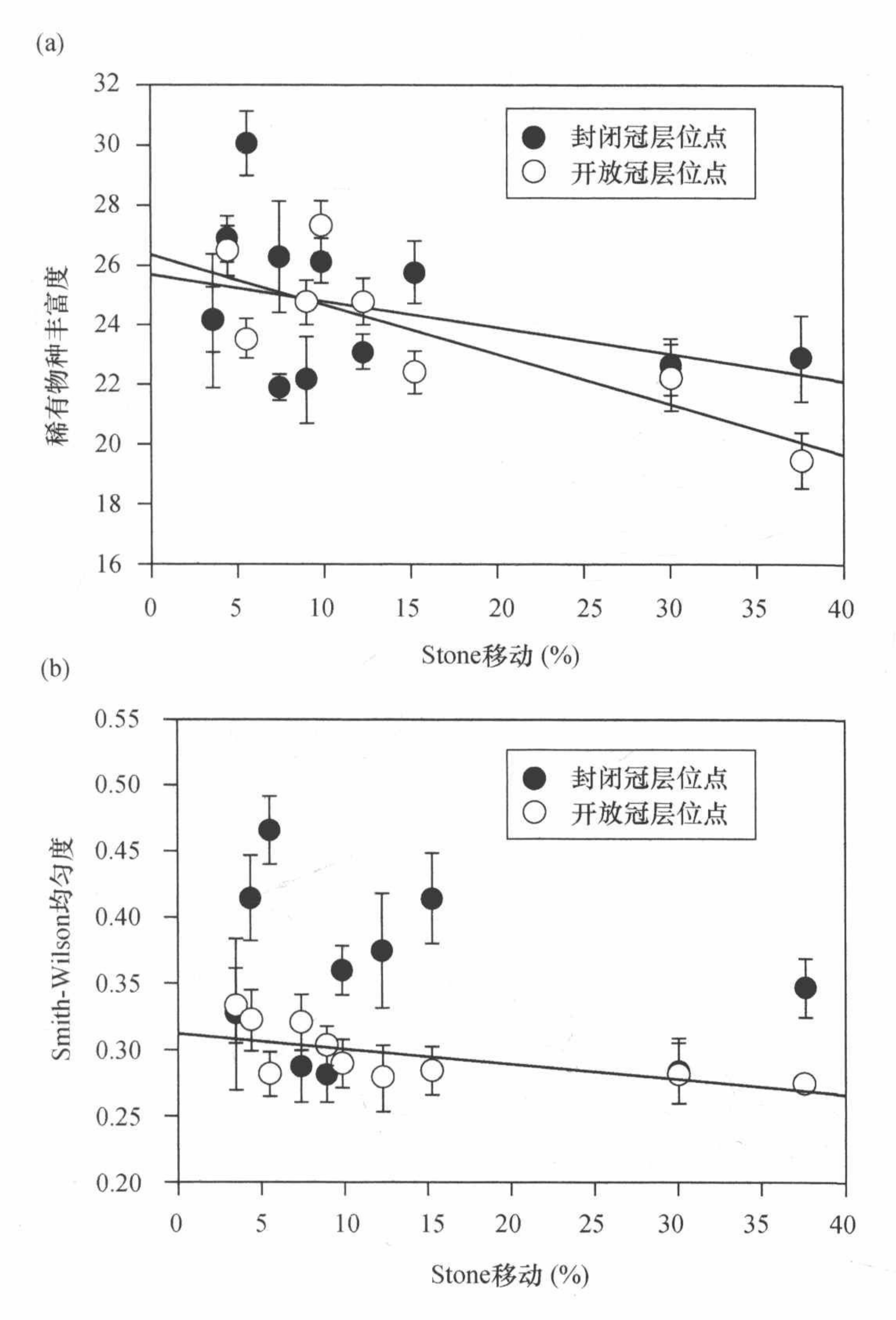


图 17.1　（a）沿着自然扰动的梯度，为水生无脊椎动物提供丰富的稀有物种（由 Stone 移动量来度量）；实心圆代表原生林冠层样点，空心圆代表草原样点。（b）沿相同梯度上的物种均匀度。值得注意的是，两种类型生境的稀有物种丰富度都随着自然干扰的增加而降低。然而，在开阔的和封闭的样点间没有差异。通过对比，封闭和开阔样点之间的均匀度不同，但是只在开阔样点随着自然干扰的增加而降低。

均匀度结合到单一值时要小心。因为多样性的两部分通常是正交的，所以我们应该更加小心地对待（Stirling & Wilsey 2001）。框 17.1 展示了这两个指数如何相互补充，并举例说明哪些物种丰富度允许检测到一个类型干扰的影响，而均匀度允许检测到其他类型干扰的影响。

认识到异质性的指数将物种多度和均匀度连接起来的事实后，Buzas 和 Hayek（1996）开发了一种方法将 Shannon 多样性指数分解为两个部分，即物种丰富度和均匀度。这一方法的主要优点是它允许研究者解读多样性的变化。所以，由于人类活动导致的多样性降低可以归于丰富度的丢失、均匀度的损失，或者两者皆有。这被称为 SHE 分析，这种分解也可以用来分析群落结构沿着梯度的变化（Buzas & Hayek 1998）。具体就是，随着样本的不断积累，物种丰富度也将增加，这反过来会影响 Shannon 多样性和均匀度的值。多样性和均匀度沿着梯度变化的方式可以被用于寻找指示群落变化格局的突变位置。

生物多样性的谱系多样性被开发出来，试图将物种之间的差异和进化史加到生物多样性指数中。Vellend 等在第 14 章评论了这些指数和它们的相对性能。通常，一个群落或者一组群落的系统发生多样性的大小（通过系统发生树上物种的位置估计）与参照相比较（区域系统发生多样性）。这种类型指数的一个例子已经被用于检测干扰对分类学上差异的影响，用分类等级来反映系统发生的信息（Clarke & Warwick 1998；Warwick & Clark 1998）。分类学上的差异随着人类干扰的增加而趋向于下降，在采样强度变化时表现得极为稳定，只需要“出现”与“未出现”格式的数据，是少数几个不受物种丰富度影响的谱系指数中的一个（Schweiger et al. 2008）。缺点是：事实上分类学上差异的敏感性要小于其他指数（Clarke & Warwick 1998），也可能受自然环境梯度的影响（Abella et al. 2006）。尽管它会有缺点（见 Hall & Greenstreet 1998；Abella et al. 2006；Salas et al. 2006b；Ware et al. 2008），但它对于干扰对生态群落的评估仍然是一个有前景的测量指数（Clark & Warwick 1998）。由于它在测量基础多样性上的差异，分类学上的差异度应该被看作本节所描述的其他指数的补充，而不是替代。

将物种之间的差异加进生物多样性指数的另一个方法就是性状多样性。在这种方法中，进化和分类学上的关系被忽略，我们聚焦于物种的功能性状，这些性状将群落动态连接到生态系统功能的执行上（Hooper et al. 2005）。历史上，性状（或者功能的）多样性是通过将物种聚类到代表不同功能生态位的群组中进行估计（Rosenfeld 2002）。因为这些分类必然是主观的步骤，最近又出现了很多可替换的方法（举例来说，Petchy & Gaston 2002；Cornwell et al. 2006；Podani & Schmera 2006），Weiher 在第 13 章讨论了它们的相对优点。

与物种和分类学多样性一样，性状多样性能被分解为功能丰富度、功能均匀度和功能多样性（Mouillot et al. 2005）。功能丰富度是群落中物种所占据的功能空

间量，群落的功能均匀度依赖于一般物种在性状空间中占据怎样的位置，功能多样性以物种多度作为它们对群落属性的贡献权重。这些考虑性状多样性的新指数导致该领域的快速发展。例如，最近的研究表明，性状特征是如何适应人类扰动对生态系统功能的影响的（Hooper et al. 2005）。用性状多样性量化干扰的影响是非常有前景的方法，我们预测这个领域将有新的成果。

本节所介绍的指数相互补充，它们量化了生物多样性的不同方面。我们可以用一个假设的例子来说明。让我们想象一个有 4 个物种的植物群落：一种丰富的草，一种普通的灌木，两种稀有的苔藓。我们想象一种入侵灌木（系统发生学上远离其他物种）被引进到该群落，并通过竞争胜过其他草和灌木而成为优势种。在这种情况下，物种丰富度和系统发生多样性会增加（因为入侵种），均匀度将会降低（因为集群会有一个非常丰富的物种和 4 个稀有种），性状多样性会下降（因为群落由入侵灌木占主导）。

17.3.2　基于物种多度分布的指数

和单变量指数一样，物种多度分布（SAD）在本书的其他章节亦有涉及。McGill 在第 9 章讨论了这些指数，而 Connolly 和 Dornelas（第 10 章）描述了怎样最好地拟合 SAD。这里我们讨论以 SAD 形状为基础的非参数法指数和应用参数模型来研究人类干扰。我们从讨论非参数指数开始，即等级多度分布的斜率、经验累积分布函数、*k*-优势度绘图、多度/生物量比较（ABC）曲线和大小分布。然后我们聚焦于使用拟合 SAD 的模型来检测干扰的影响，具体讨论对数级数、对数正态和 Gambin 模型及 Q 统计量（不要与 Q 模式多元分析相混淆，将在下一部分讨论）。

这些方法中被推荐用于群落比较的一个方法是等级多度分布（RAD）图的形状（Whittaker 1965；Frontier 1985），也称优势度/多样性曲线（Wilson 1991）。RAD 图有根据降序（从最高多度到最低多度）绘制在 x 轴的物种等级图和绘制在 y 轴的等级多度分布［图 17.2（a）］。RAD 的斜率指示的是均匀度，斜率较小指示物种多度分布更均匀。在它们能够为群落结构提供一种有用的、看起来简单的可视化的检查时，RAD 曲线的斜率也受到群落中物种数量的影响，因此，它实际上是一个多样性指数，而不是一个均匀度指数。对于物种丰富度有所不同的群落，我们要谨慎使用 RAD 斜率来进行比较。然而，要注意由 Nee 等（1992）提出和经 Smith 和 Wilson（1996）修正的均匀度指数 E_Q 能够纠正 RAD 斜率碰到的问题。具体来说，将等级除以最大等级后，获得 RAD 斜率的倒数对物种丰富度具有独立性（Smith & Wilson 1996）。

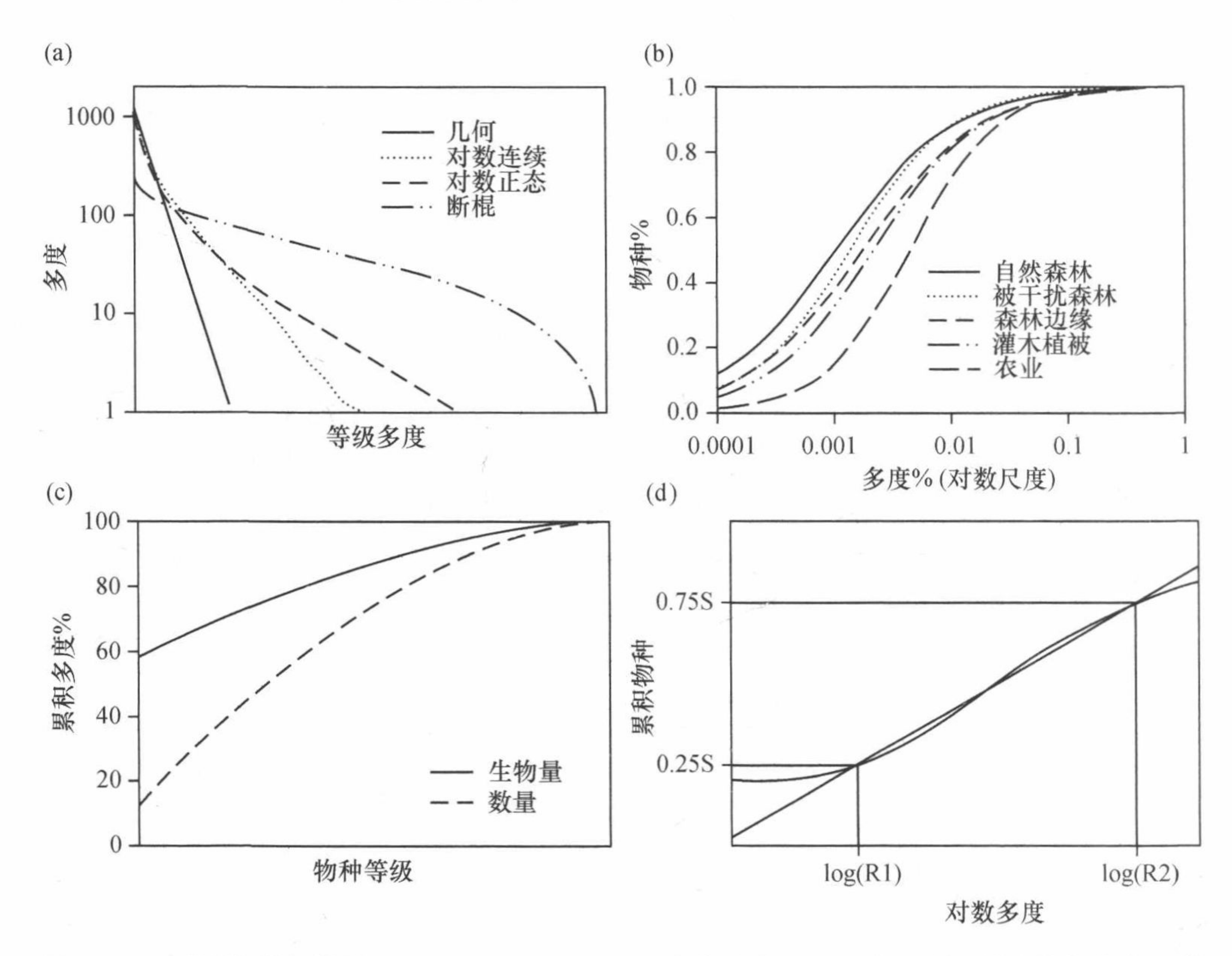


图 17.2 测量物种多样性的图示方法。（a）等级多度分布（RAD）；（b）经验累积分布函数（eCDF）；（c）多度生物量对比（ABC）曲线；（d）Q 统计，计算方法为累积物种多度曲线的四分位斜率。

经验累积分布函数（eCDF）（第 9 章）是使用 RAD 视觉吸引力的一种图形方法，以克服解析上的缺点。CDF 通常用于数学和数量科学。它解释为小于给定值的一个值（这里指多度）的点的比例。eCDF 通过将物种从最小到最大多度分类生成，然后计算累积多度。两个轴都通过除以物种丰富度和总多度进行标准化[图 17.2（b）]。这样做，就形成了数学上常见的，一种独立于丰富度但概念上简单的图形，用于比较沿不同人类活动梯度下的生态群落（Soykan et al.，待发表）。特别是，eCDF 的斜率和拐点的截距都可以用于比较受干扰和非受干扰群落的曲线。斜率指示均匀度，而拐点的截距指示稀有物种的比例。图 17.2（b）表明，沿着从非干扰的森林到一个农业小区的梯度 eCDF 曲线是如何变化的。

另一种以 RAD 为基础建立起来的方法是 k-优势图，即将在一个集群中物种的累积多度与对数物种等级进行作图（Lambshead et al. 1983；Platt et al. 1984）。与 RAD 一样，物种从多度最高到多度最低沿着 x 轴排列。但是所绘制的是累积多度图，而不是它们的个体多度图。需要注意的是，优势度通常受到污染的影响。Platt

等（1984）说明了应用 *k*-优势图来区分不同水平污染下的小型底栖生物群落。较直的图（少凸面）与较弯曲的图（更凸）相比，表明该群落有较大的均匀度，受干扰小。总之，如果代表一个群落的曲线完全位于另一个之上，这个群落可以被认为是多样性小于（所以受到更多的人类活动的影响）其他群落（Lambshead et al. 1983）。尽管如此，当两个曲线交叉时，导致无法说哪个群落多样性更高。Lambshead 等（1983）富于洞察力地指出，这种情形导致不同的单变量多样性指数产生相冲突的多样性等级排列（因为它们衡量的分别是不同方面的多样性，如常见种对稀有种）。

k-优势图的一个变体，该曲线不依赖于进行比较时有多个群落同时出现（Warwick 1986）。可代替的是，针对每一个集群可产生两个 *k*-优势度曲线，一个以多度为基础，另一个以生物量为基础。然后比较这两个曲线的相对位置来推测群落的状态［图 17.2（c）］。多个指数，包括 *W*、*d* 和 *R* 统计量，已经被开发用于量化多度和生物量曲线之间的差异（Clarke 1990）。*W* 统计测量每一个曲线在 *x* 轴上的总的距离，已经成为最流行的方法（尽管 Clarke 自己推荐 *i* 或者 *R* 统计量，它们测量曲线之间的面积，表明它们更有可能检测群落之间的差异）。*W* 值范围在 −1 到 1 之间，正值表明没有受到干扰的群落，而负值表明受干扰的群落。图 17.2（c）描述了使用 ABC 曲线来检测干扰的影响。

与 *k*-优势图相关的有渔业文献中的群落粒径谱（即大小分布）（Rise 2000）和陆地生态文献中的体长分布（Brown 1999）。粒径谱指集群数量、生物量，或者多样性与采集群落中个体大小范围内的大小间隔的平滑关系（如多少个体，生物量怎样，或者组成群落不同大小级别的生物体的多样性怎样）。粒径谱随着生境（White et al. 2004）和鱼类捕捞强度（Bianchi et al. 2000）而变化。这可能是由于较大的个体对于鱼类捕捞压力和生境变化的敏感性较高（Gislason & Rice 1998）。这些变化可用于指示人类干扰，这些干扰可以通过计算时间上一个特定系统或者空间上多个群落的指数变化而获得。像性状多样性一样，粒径谱聚焦于群落性状分布而不是使用一个严格的分类方法来测量生物多样性。鉴于体长大小和代谢之间的联系，粒径谱的变化对生态系统的流动具有重要的意义，能潜在地为生态系统服务。所以我们感觉检测方法在检测具有重要生态意义的群落变化上是一个很有前景的方法。

检验 SAD 的形状变化的一个潜在的有效方法是比较对这些类型数据的参数估计值或者模型拟合度。虽然如此，但是除了对数级数中的 α 之外，参数化指数很少被用于检测干扰的影响。部分原因可能是之前估计参数的计算困难。考虑到已有不少适合的软件（表 17.1），这已经不再是问题。随着使用它们的主要障碍的移除，参数的多样性指数的研究代表一个有前景的但尚未开发的领域。图 17.2（a）表明一些模型的 RAD 图已经用于检测干扰的影响。目前有 30 种模型可用于这些

目的，然而人们对于哪些是最佳模型还没有达成共识（McGill et al. 2007）。我们将仅关注本书中已经使用的看来是有效的模型：对数级数、对数正态和 Gambin 模型。我们注意到，尽管在不考虑模型拟合度时模型参数可以用于检测干扰的影响（Kempton & Taylor 1976）（即虽然模型对数据的拟合不是很好，但它的参数估计也能反映分布的变化），但进行随机参数估计和拟合优度测试（第 10 章）仍有可能增加一种方法的效率。

为了纪念它的发明者，对数级数的 α 也被称作 Fisher α（Fisher et al. 1943），是偶尔应用的多样性的指数［见 Fiedler 和 Schulze（2004），Wolf（2005），Hilt 等（2006）例子］。这是一个参数指数，通过计算以对数连续分布拟合获得。然而，不管一个群落是否能很好地拟合对数级数分布，对数级数的 α 都可以用作多样性的指数（Kempton & Taylor 1974，1976；Taylor 1978）。像多样性的所有指数一样，它在某种程度上混淆了物种丰富度和均匀度。然而，与前面部分提到的多样性的指数不一样的是，它相对不会受到样本大小的影响，置信区间也很容易计算（Anscombe 1950）。

对数正态分布可能是 SAD 模型中使用最普遍的，偏离这些模型被认为是对干扰的指示（Kempton & Taylor 1974；Ugland & Gray 1982；Gray 1987）。例如，Kevan 等（1997）拟合了在有和没有使用杀虫剂的地区的传粉者多度数据的对数正态曲线。他们发现，在未受干扰的地方有一个类似对数正态分布的 SAD，而受到干扰的地方则没有。Ugland 和 Gray（1982）认为对数正态是对未受干扰的生境一个最好的表述方式，但是在干扰条件下，单个对数正态分解成多个独立的曲线。事实上，有证据表明，受人类干扰的物种多度分布会有多峰（Ugland & Gray 1982；Dornelsa et al. 2009）。所以，人们建议对数正态模型提供一个客观的标准，通过该标准可以评估生态系统的健康，但大多数指数需要一个参考或者对照物与受干扰群落来比较（Gray 1981，1983）。围绕将对数正态作为一个 SAD 模型的问题仍备受争议（如 McGill 2003b；Volkov et al. 2003；Williamson & Gaston 2005）。但是，我们相信这是一个很有前景的方法，值得更多的实证检验和理论解释。一个量化这些影响的方法是对 SAD 进行不同的参数分布拟合。

例如，Gray（1987）指出几何级数的 Motomura 适合那些物种贫乏的群落，如那些极端污染条件下的群落，而对数级数适合那些受中等干扰的群落，对数正态最适合于未受干扰的群落。尽管如此，但是使用不同的模型测量人类干扰的梯度是很难在理论上证明是正确的，对于选择每个 SAD 的最适模型也反映了实际的挑战。

另一可供选择的方法是使用一个灵活的分布，这种分布能够适应在单一框架中形状的变异。Gambin 模型（以两种分布命名来拟合模型，即 γ 和二项式）就是最近由 Ugland 等（2007）提出的一个例子。尽管其具有复合的性质，但该模型只

有一个参数 α，对此作者提供了一个生物学解释。具体地，Ugland 等（2007）建议 α 与生态位空间和影响生态集群结构的过程数有关。低值表示少数几个结构性进程，这是在胁迫或受干扰的体系中所期望的。所以，Ugland 等（2007）总结说 gambin α 可用于生态系统健康的估计（见框 17.2 中的例子）。

框 17.2　用物种多度分布的变化来测量干扰的影响

Graham 等（2004）调查了生境干扰对美国东南部的蚂蚁的多度的影响。研究区域的某些部分受到机械化步兵训练的严重干扰。坦克和其他交通工具已经破坏了多数植被的大部分区域。虽然如此，但是在接近训练场的区域仍有相对没受到干扰的森林。所以通过一个干扰梯度研究蚂蚁群落是可行的，这些区域被划分为三个等级：低、中和高干扰。轻微的干扰区域对土地、大范围的木本植物和冠层覆盖的干扰最小。中等干扰区域有未受损害的完整林冠层，但是有活跃的侵蚀；有冲沟出现和明显的表层土壤侵蚀。在重度干扰区域，植被覆盖率下降很快，有不毛之地及活跃侵蚀的痕迹。在不同水平干扰下均能采集到蚂蚁群落。

SAD 通常以 log-2 多度级别（倍程）柱状图的形式呈现，也被认为是 Preston 平面图。将蚂蚁物种多度数据分组到包含 1、2～3、4～7、8～15 等倍程等级中。个体/物种产生三组柱状图，见图 17.3（a）～图 17.3（c）。这种类型的干扰效应显而易见，群落结构显示出经典的响应：最初类似对数正态的物种多度曲线逐渐变化成类似对数级数曲线。这些变化可以通过将 Gambin 模型对数据拟合来量化（图 17.3；Ugland et al. 2007）。模型通过参数 α 的最大似然估计来拟合。干扰情况的差别很清楚地反映在 Gambin 的参数 α 上，其值为 $\alpha_{\text{Low}} = 5.0$，$\alpha_{\text{Medium}} = 3.2$ 和 $\alpha_{\text{High}} = 1.5$。在轻度干扰区域，影响蚂蚁群落结构的过程在数量上很大，所以物种多度曲线表现出对数正态。在高水平干扰下，由于影响群落结构的主要过程在这些条件下对沙地侵蚀的土壤有耐受性，α 参数下降到 1.5。只有几个物种保持巨大的种群规模，而大部分物种多度显著下降，很大一部分从生境中消失。

Q 统计量（Kempton & Taylor 1976）以累积物种多度曲线为基础（不要与 eCDF 相混淆），它可以通过绘制累积多度曲线和测量四分位斜率来计算[见图 17.2(d)]。计算 Q 时将最常见的和最稀有的物种排除，这意味着优势度或者稀有物种的数量的变化较小，这些变化主要是受抽样强度的影响。然而出于同样的原因，Q 统计量是对生物多样性变化较不敏感的指数。重要的是，Q 统计量可用参数 SAD 模型来

计算，如对数级数、对数正态或者 γ 分布。例如，Q 等价于对数级数多样性参数 α（Kempton & Taylor 1976）。虽然不是一个严格的参数指数，但是我们在这里提到 Q 统计量，是因为用拟合模型计算比直接从数据计算能产生更多的精确估计。

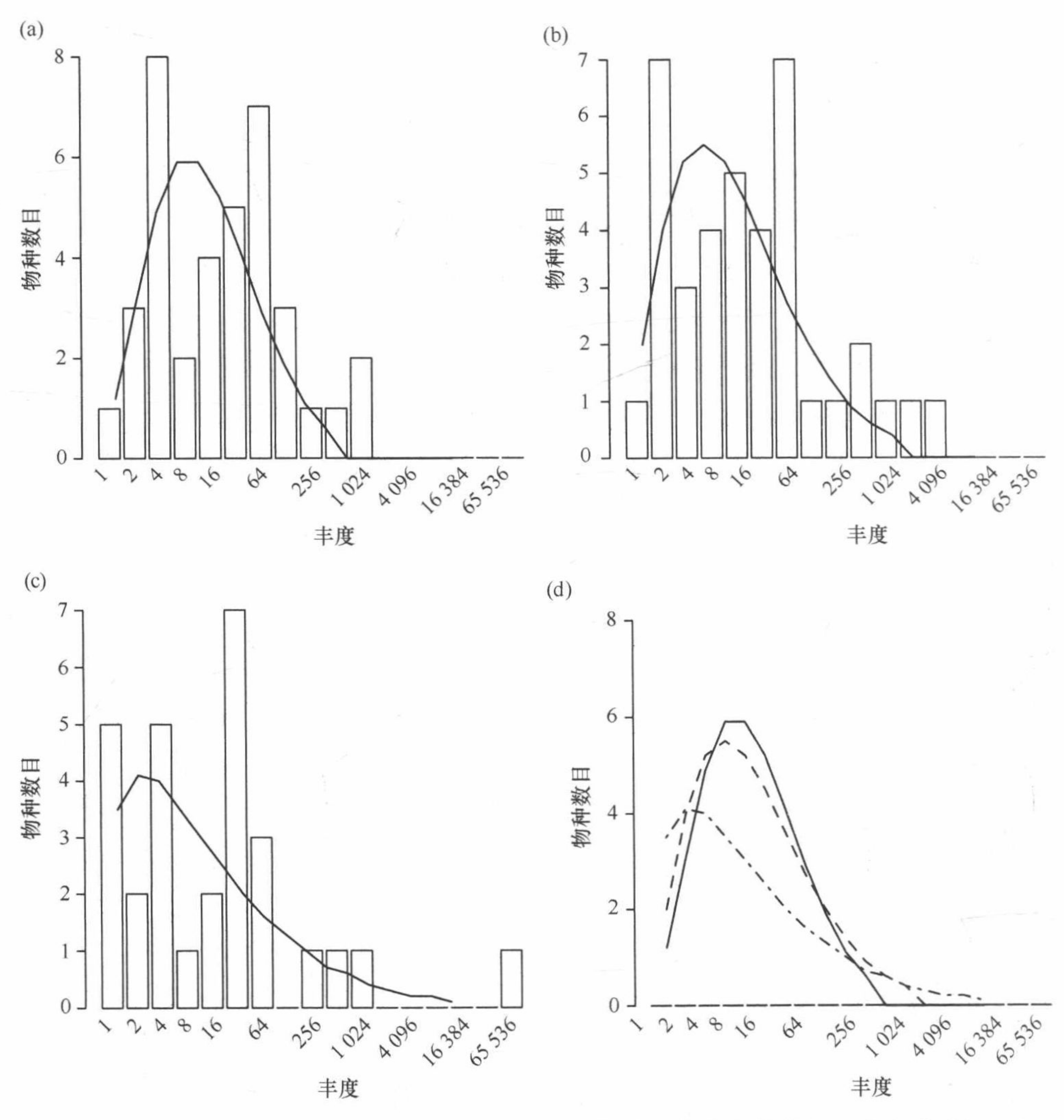


图 17.3　利用陷阱法捕获的美国东南部蚂蚁样本的物种多度分布曲线和三种生境破坏机制下的 Gambin 模型（Graham et al. 2004）（显著性概率 P 基于 1000 次模拟，见 Ugland et al. 2007）。（a）低，P=0.32；（b）中，P=0.46；（c）高，P=0.13；（d）三种拟合曲线的比较：低，实线；中，虚线；高，点虚线。

最后，我们想强调 SAD 经常能为干扰对群落结构的影响提供强有力的说明。SAD 图可以形象地比较不同的群落，以检测由人类干扰所带来的变化。群落结构变化的可视化表达对于任何量化分析都是有用的补充。

17.3.3　多元分析

目前为止，除谱系多样性和性状多样性外，我们已经讨论了独立于物种属性的测量指数。然而，因为物种有不同的敏感性，群落组成经常由于干扰而改变。也就是说，沿着不同干扰梯度，稳健的物种通常会取代对特殊干扰更敏感的物种。所以通过多元空间追踪群落，在这些多元空间中物种多度是多重变量，允许我们检测干扰对群落组成所产生的细微影响。有多种方法可用于这种目的，我们将对可选择的方法给出简短的概述。我们推荐不熟悉这种类型方法的读者去阅读关于多元分析的全面介绍（如 Legendre & Legendre 1998；Quinn & Keough 2002；Leps & Smilauer 2003）。

多元分析旨在在保留尽可能多信息的情况下减少数据的维度。我们将提及两个方法，就是大家所知的 *R*-模式和 *Q*-模式分析（Quinn & Keough 2002）。在群落组成的背景下，*R*-模式分析以物种之间的关联为基础重新排列数据；而 *Q*-模式分析以样本各单元之间的相似度为基础。也就是说在 *R*-模式分析中分析物种之间协方差的结构，以提取新的合成变量，这些新的合成变量浓缩了几个变量的原始变化。几个遵循 *R*-模式的方法中使用最普遍的方法是主成分分析（PCA）、冗余度分析（RDA）和对应性分析（CA）。在 *Q*-模型分析中，用物种丰富度计算所有样本单元之间的成对相似性的矩阵。样本单元然后被重新调整到新的维度以将初始距离的失真最小化。遵循 *Q*-模型的分析在群落生态学中使用最普遍的是主坐标分析（PCoA）和多维尺度法（MDS，框 17.3）。

框 17.3　检测干扰对群落组成的影响

Magurran 和 Phillip（2001）收集大量来自特立尼达（Trinidad）和多巴哥（Tobago）的淡水鱼类群落数据集。从这些数据中，我们选择相似的淡水溪流的 7 对样点，包括未受干扰的样点和严重污染的样点。在每一个样点，Magurran 和 Phillip（2001）选取标准化样品并将所捕的鱼全部鉴定到种。这里我们调查的是在受干扰群落（如来自污染样点的群落）和未受到干扰的群落组成上是否不同。

我们使用可从 R 程序包中的 vegan（Oksanen et al. 2008；这些方法的更多细节的建议可在 vegan 操作指南中发现）中获得的非度量多维尺度。我们以对物种×样点矩阵进行一个 Wiscons 双重标准化转换开始。该标准化包括将每个物种除以它们的最大值，以及对每个样点除以多度。这一方法通常能改善结果，因为它避免了优势种过度而影响距离测量，也避免了由于群落大小的差异影响结果。

然后，我们计算了一个样点×样点 Bray-Curtis 距离矩阵。最后我们用 Kruskal 的非矩阵多维尺度将等级距离重新调整到新的维度上（Kruskal 1964）。这种排序方法在集成维度上给出每个样点的坐标，使得样点之间距离的顺序尽可能和原来的矩阵相一致。排序的成功可以通过查看观测距离与排序距离间回归关系的 R^2（该值测量的是排序所解释的方差）来检查。在我们计算的 Bray-Curtis 距离和排序距离之间的线性拟合的 R^2 值为 0.953，非线性拟合 R^2 值为 0.991。所以，我们相信排序不会过分扭曲观测距离。

该结果的一个图表明第一维分离最受干扰和未受干扰的样点（图 17.4），

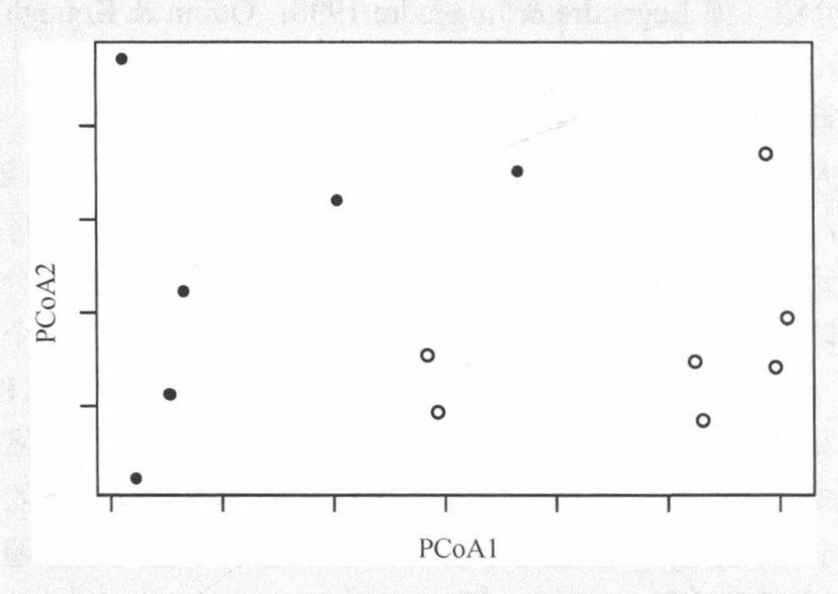


图 17.4　特立尼达和多巴哥淡水鱼类群落被污染样点（黑点）和未被污染样点（白点）的 NMDS 排序图（数据来自 Magurran & Phillip 2001）。

但是有两个被污染样点和未被污染样点位于两个集群之间。第二维分离那 4 个样点，所以未被污染样点聚集在右下角而污染样点聚集在左上角。分析相似度可在经典的假设检验框架下检验干扰对淡水鱼类群落物种组成的影响是否是统计显著的。

在 *Q*-模式分析中，相似度指数的选择至关重要，有庞大的可用的一系列指数[见 Legendre 和 Legendre（1998）的详细介绍]。本章中两个通用的以出现-未出现数据为基础的指数是 Sørensen & Jaccard 距离，仅对共有和非共有的物种给予不同的权重。用多度数据进行修正的这些距离，分别为 Bray-Curtis 距离（Bray & Curtis 1957）（也被称为 Steinhaus 相似度）和 Chao 距离（Chao et al. 2005）。需要注意的是，不管它们有一个还是数千个个体，使用出现-未出现数据赋予群落中所有的物种相同的权重。因为大部分物种在大多数群落中是稀有的，使用出现-未出

现为基础的距离强调了稀有种的重要性。与此相反，因为优势种的多度都是以数量级关系高出最稀有种的多度，以多度为基础的相似度通常是由数量最多的物种所主导的。Anderson 等（2006）提出了一个可用于对多度权重进行调整的相似度指数。这些作者也推荐同时运行组成（以出现-未出现为基础）和多度变化的分析来区分格局中来自不同方面的影响。

R-模式和 *Q*-模式方法都可以被用于比较不同干扰水平下的群落，在某些情况下，它们允许处理不同的问题［见 Legendre 等（2008）的例子］。然而，*R*-模式方法及某种程度上的 PCoA 特别会受“拱形效应”的影响，这种效应中线性梯度代表一个极端的曲线（Minchin 1987）。这是物种组合未出现的结果，对于这是否是尺度缩放技术的人为产物或者是实际的格局仍然存在争议（Wartenberg et al. 1987）。从实际角度出发，拱形效应是有问题的，因为它使得在没有样地顺序的先验知识时很难识别梯度。模拟研究表明 MDS，特别是非度量 MDS，是针对这种影响的最稳健方法（Minchin 1987）。多元分析是极其灵活多变的，可通过很多途径检测干扰对群落组成的影响。群落可以通过它们经历干扰的时间及通过的复苏轨道而被追踪（Warwick & Clarke 1993）。我们可以通过分析分布在一个干扰梯度的样本单元来检测群落组成和物种多度来反映干扰的水平（Hewitt et al. 2005）。干扰的影响可由一个群落干扰指数（CDI）来量化，这一指数将受干扰的样地与之前划分好的未受干扰群落相比较（Flaten et al. 2007）。B 多样性的丢失（如景观均质化）可以通过比较多元空间上样本单元的散布程度来检测（Anderson et al. 2006）。

检测干扰对生物多样性的影响的多元分析的潜力巨大。这种方法不通过丰富度或多样性等指数来检测，因为它考虑到物种的特征（Hewitt et al. 2005）。然而，出于同样的理由，多元方法具有高度的样点特异性。因此，当大的或者隔离的区域包含在相同的分析中时，生物地理学影响和生境特异性可以掩盖干扰的影响。因此，多元方法不适用于概括在全球尺度［尽管有些方法被推荐（Warwick & Clarke 1993）］或者不同生境的干扰影响的一般化分析。此外，多元分析方法在概念上复杂，有时难以解释。因此，对于这些技术方法较好的理解是成功运用这个方法的基础。

17.4　展望

有大量的方法可用于测量干扰对生物多样性格局的影响。本章中我们将这些测量指数分为三组：单变量指数将关于每个群落所有的信息浓缩到单一的数字，基于 SAD 的测量指数考虑到群落中多度或者性状的分布，多元分析方法保持了关于物种特性的信息。在原理上，检测干扰的能力应该沿着这些分组递增。然而，

应当权衡测量指数敏感度及结果的通用性和可解释性，所以最好的测量指数没必要是最敏感的。

事实上，没有单一测量指数在检测干扰对生物多样性的影响方面是最好的。这是因为干扰和生物多样性都包括多个过程和格局的复杂概念。最好的测量指数既依赖于干扰的类型（见引言）也依赖我们所感兴趣的影响类型（见下）。然而，在这些庞大的可用测量指数中，有些表现得比其他好，有些更适用于特定类型的干扰、可用的数据或者检测特定的影响。表 17.1 总结了本章中所评论的测量指数，强调了它们的优点和缺点，比较了不同生物多样性测量指数的能力（如 Abella et al. 2006；Patrício et al. 2006；Salas et al. 2006a，2006b；Ware et al. 2008），仍需要进一步综合研究才能找出最好的方法标准。

从本章的评论得出的一个结论就是：明确鉴别出一个研究旨在检测的影响是什么类型的是很重要的。检测一个干扰的任何影响的目标太模糊，以至于没法选择合适的方法。特别是，我们可能对测量一个群落总的物种数是否受到干扰这样的影响很感兴趣。在这种情况下，物种丰富度是很显而易见的测量指数。如果因为稀有种是受特别保护的对象，我们需要特别关注它们的命运，我们就可能需要使用基于 SAD 的测量指数。一些研究将聚焦于特有的物种或者优势种，以评估由害虫或者物种入侵施加的风险，就需要使用包含物种组成信息的指数。我们同样也可能对生物多样性与生态系统服务有怎样的关联感兴趣，就需要考虑包含物种性状的指数。一旦我们试图检测的影响的类型确定了，接着就是生物多样性指数的选择。还有，使用一组不同的指数来捕捉多样性的不同方面通常也很重要。多亏计算能力和软件的发展，计算困难不再是一个限制因素。我们注意到促进新方法的使用将取决于计算软件的可获得情况。

我们想强调一些我们认为特别有前景的测量指数。首先，基于性状的指数允许检测分类群水平上可能很细微的变化，但是这些变化对生态系统功能和服务有着重要意义。其次，尽管基于 SAD 的测量指数从 20 世纪 70 年代以来就已经很普遍，但是我们认为它的潜力仍然需要探索，鼓励在检测干扰影响的情况下使用。特别是，由于它简单且不依赖任何参数模型，eCDF 是一个很有前景的方法。最后，当物种特征是重要性的时候，用多元指数处理这些问题则是通用的和理想的。对该领域的典型数据类型，非参数尺度分析 MDS（NMDS）似乎是最稳健的方法。最后，我们认为报告明确标准指数和物种丰富度，特别是对于比较而言时是很重要的。

最后一点需要注意的是，我们需要该领域的理论发展。最终，我们不是以测量影响为目的，而是旨在在干扰发生前预测影响，以一种最有效的方式管理自然资源。为此，我们还需要发展在物种丰富度之外其他多样性方面如何受到干扰的理论。我们感觉在这一前沿还有很多工作需要去做。

17.5　要点

1）最适用于量化干扰影响的生物多样性指数依赖于干扰的性质、影响的类型和可获得的数据。通常采用多个指数对于认识干扰的影响是必需的。

2）物种丰富度和均匀度是两个相互补充的标准单变量指数。

3）性状多样性是一个很重要的指数，因为它允许我们分析干扰对生态系统服务的影响。

4）根据基于 SAD 的指数，eCDF 是一个很有前景的新方法。它是数学上常见的、解释简单的和易于使用的方法。

5）NMDS 应该是最适合于干扰研究中获得典型数据类型的多变量方法。

6）需要更多的理论工作来理解干扰对除物种丰富度之外的生物多样性指数的影响。

致谢

感谢 Melodie McGeoch、Miguel Baebosa 和 Nick Graham 对初稿所做的评论。M. Dornelas 感谢澳大利亚研究委员会提供的资金，并将本书本章节献给她的儿子 Manuel。

第 18 章

人为管理景观中的生物多样性测定

Steven L. Chown, Melodie A. McGeoch

18.1 引言

从自然规律的角度，这是清楚的，世界上绝大多数的景观是人类和自然界相互作用的结果，人类利用自然但滥用自然。

——*A Mirror of Nature Nordic Landscape Painting 1840-1910*

（Gunnarsson 2006）

如果有人希望解释某种动物的数量和分布，我们发现一种特别有效的手段。最好将这种方法分成三个步骤，在实际应用上通常将这三个步骤同时进行：

1）研究动物的生理学和行为学；

2）调查研究区域的自然地理、气候、土壤和植被；

3）精确调查研究对象的种群数和个体数。

——*The Distribution and Abundance of Animals*

（Andrewartha & Birch 1954）

在过去的一个世纪，人口数量从原来的大约 16.6 亿增长到 67.9 亿。按照现在每年 1.17%的人口增长率，预计到 2050 年，世界人口将达到 90 亿（Anonymous 1999；CIA Fact Book 2009）。尽管人口出生率和死亡率的时空波动极大，常常与气候变化密切相关（Zhang et al. 2007），但自 14 世纪欧亚大陆黑死病蔓延后（Cohen 1995；Anonymous 1999；Marriott 2002），人口数量有了明显增加。人类改造世界

的活动，如农业和工业革命，促进了人口的增长（Harrison 1992；Cohen 1995）。这些人类活动还导致很大一部分的地球表面固有自然状况发生了改变，包括大气圈、淡水和海洋系统的改变。的确，人类活动改变了大约 1/3 乃至一半的陆地自然状况，海洋的变化也同样存在，只是相对不那么直观（Vitousek et al. 1997；Watling & Norse 1998；Jackson et al. 2001；Klein Goldewijk 2001；Milesi et al. 2005；Ellis & Ramankutty 2008）。甚至一些在最初没有表现出很大改变的区域，也间接地受到诸如人类活动造成的全球气候变化的影响（Parmesan 2006；le Roux & McGeoch 2008；Chen et al. 2009），或者是引入自我可持续种群和不断增加的外来入侵物种的种群（Foxcroft et al. 2004；Dawson et al. 2009）。另外，这些没有表现出很大改变的区域往往也有较长的人类活动史（如 Mabunda et al. 2003），或者正经历某种形式的经营与管理，后者确实反映在目前全球最大的保护区上。即便在那里，也制定了涉及多个管理模式的管理政策（如火灾和食草动物的管理）（DuToit 2003；Govender et al. 2006）。因此，当在测量生物多样性时，测量的往往是在某种形式的管理下（或人类活动影响下）景观上的生物多样性［见 Gaston（2006）的进一步讨论］。

基于这些经过改造和管理的景观开展的研究有个优势，就是我们知道造成生物多样性时空变化的要素和原因，以及如何直接或间接地量化这种变化。当然，许多研究的目的是开发一些可普遍应用的生物多样性测定方法，不仅可用于自然景观，也可应用于受人类活动改变和管理的区域，正如本书和其他论著的评论（如 Blackburn & Gaston 1998；Epperson 2003；Magurran 2004；Gastonet al. 2009）。因而，并不需要开发特殊的方法。然而，正如所有这类工作，由于需要针对手上的问题考虑合适的研究尺度、范围和采样方法等（见第 2～15 章），在发展和利用这些测定方法的过程中，需要仔细考虑形式、结构、粒度和年龄等景观要素。当更为关注人类经营区域内的生物多样性测量时，如一片有灌木篱墙的田地或保留着一些小的犀牛灌丛的小麦田（Samways 1989；Donaldson et al. 2002），其研究目的往往是针对这类区域中特定的管理类型，确定其个体、种群、集群和系统功能。从保护环境的角度，测定这类区域生物多样性的目的，通常是如何设法降低环境改变的程度或人类活动的影响。

从这个角度，景观改变和管理方式可以看成是两个正交轴，沿着这两个轴的情况是不同的，对它们的生物多样性测量的总体目标可能相差很大（图 18.1）。因此，生物多样性具体的测定方法不是本章要关注的内容，它们会在本书的其他章节中介绍，我们更关注以下几个方面：①随着土地管理程度的变化，生物多样性测量的目标和方法的改变，在一定程度上，这也是方法的分辨率和调查范围的问题；②针对这些目标的成功实例；③采用 $r \times c$ 矩阵方法在不同层次上进行多样性测量的好处。

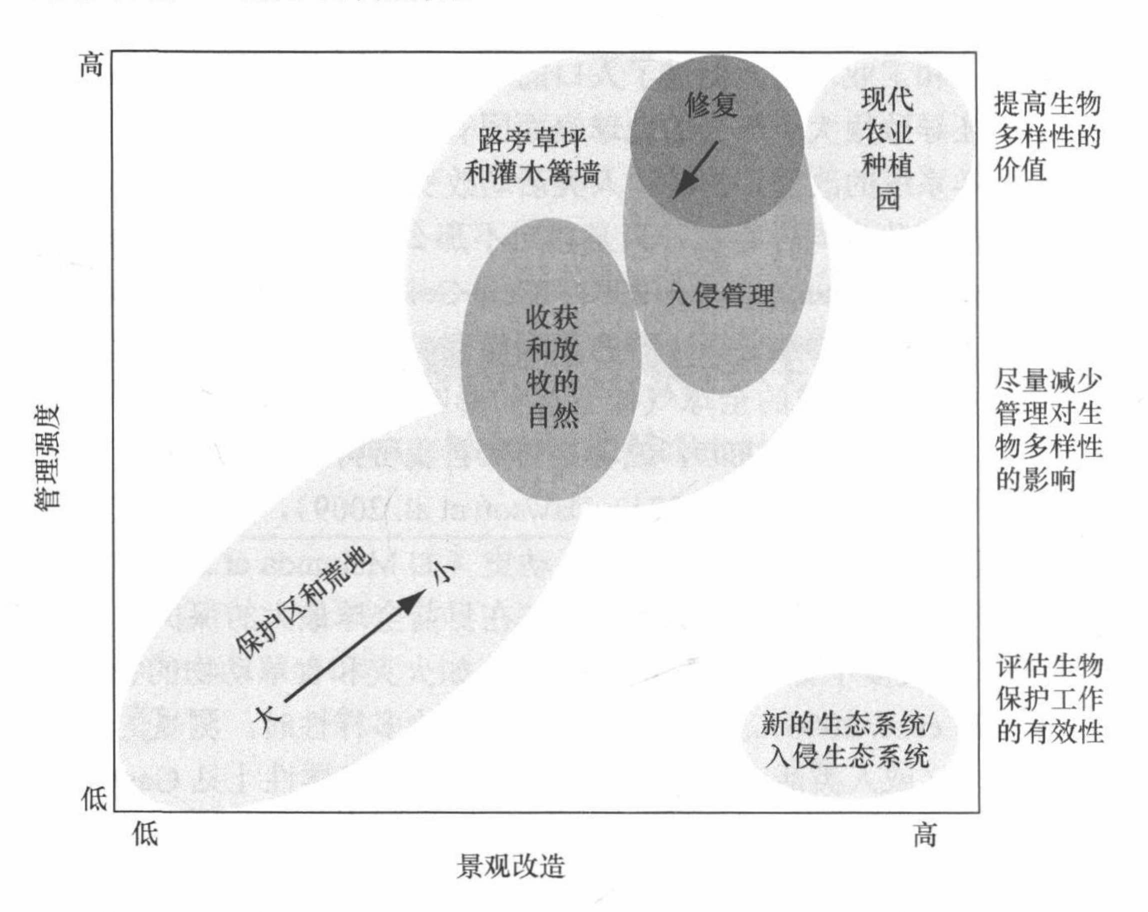


图 18.1 土地（景观）管理程度、土地改造和土地利用类型与生物多样性测定的目标（右轴）之间的关系。

18.2 研究现状

18.2.1 生物多样性测定的目标

针对景观改造程度的不同(图 18.1)，生物多样性测量的目标通常也是不同的。此外，研究的空间尺度（范围和分辨率）随景观改造和管理的强度一起变化。例如，生物多样性模式及大尺度上变化机制的研究［通常关于物种丰富度，也包括周转率、数量、范围、个体大小，如 Chown 等（1998），Pautasso 和 Gaston（2005），Buckley 和 Jetz（2008），Dunn 等（2009），Olson 等（2009）］，通常假定人类造成景观转变的信号并不显著地影响在大尺度上检测到的多样性模式及变化机制［见 Gaston（2006）中的讨论］。更常见的问题涉及不同类型数据的影响（如范围的地图标记与标本记录，见 Hurlbert & White 2005；Graham & Hijmans 2006；Rondinini et al. 2006；McPherson & Jetz 2007），空间范围和分辨率对结果的影响（Rahbek & Graves 2001；van Rensburg et al. 2002；Hurlbert & Jetz 2007；Mora et al. 2008），以及测定方法是如何随着范围和分辨率的变化而改变的（如普查区域效应；Gaston et al. 1999）。

在全球范围和大陆尺度上，非人类信号仍占主导地位这一假设是合理的 [但很少有验证，Ellis 和 Ramankutty（2008）持有不同观点]，然而在小尺度范围内，如特定的国家或地区，景观改造已显示出对物种的丰富度、组成、数量和种间相互作用的影响（如 Fisher & Frank 2004；Evans et al. 2006a；Gaston 2006；Leprieur et al. 2008）。由于在特定国家或地区进行研究通常是以调查大尺度上的变化模式及其机制为目的（包括单一物种变化，如 Moodley & Bruford 2007；Evans et al. 2009），因此，应当对人类活动、种群密度和生物多样性测定的协同变化的认识形成统一的模式（Chown et al. 2003；Gaston 2006）。在这种情况下，人口密度和物种数量通常呈正相关关系，主要是由于两者对生产的可用能源和海拔等环境因素的响应是相似的（Chown et al. 2003；Milesi et al. 2005；Luck 2007）。另外，随着生产力以空间变量的形式持续增加（Nemani et al. 2003），这种相互关系会发生剧烈变化。就像人口数量在一定地区持续上升，但净初级生产力会受水源等限制（Milesi et al. 2005）。在许多国家，城市化对景观的影响也是连续增加的（Latimer et al. 2004；McKinney 2006；Evans et al. 2006b；Tratalos et al. 2007；McDonald et al. 2008）。

随着景观改变和人类管理的加强，研究问题所涉及的领域及所采取的方法越来越广，也越来越具体。例如，在整体范围内，在那些大型保护区（大于 100 万 hm^2）或流域（管理强度可能被认为是中度的区域，图 18.1），研究问题可能是濒危或入侵生物的物种数变化（McKinney 2002；Stohlgren et al. 2006；Foxcroft et al. 2009），也可能是受环境变化和人类管理影响的种群变化（Ogutu & Owen-Smith 2003；Owen-Smith et al. 2006）。另外，这些研究问题还可能是关于特殊管理制度对生物群落结构和组成的影响，如火灾管理制度对热带大草原公园内生物多样性的影响（Parr et al. 2004；Govender et al. 2006）。此外，在这些研究中对生物多样性测定的需要，产生了更多依赖于特定研究情形的问题。例如，在南非，尽管知道不同的燃烧情况对易着火的生态系统中生物多样性的影响具有重要意义（如 Govender et al. 2006），但许多关于动物的研究工作重复不够，缺乏对火灾持续时间、季节、发生时刻的关注，缺乏对空间范围和采样单元的大小的准确报道，也缺乏对研究区域内无脊椎动物、两栖类和爬行类的关注（Parr & Chown 2003）。为解决这些问题，通常需要将研究延伸到其他地理区域，反映人们普遍意识到实验严谨性和新方法的重要性。在某些情况下，需要关注现有的且便于使用的方法 [如运用信息理论的模型比选，见 Johnson 和 Omland（2004）的评论]。在另一些情况下，相对较新的理论和技术的发展已迅速扩展现有的认识范围。例如，空间显式方法的理论和计算机技术发展给这个领域带来了重大的变化，如种群生存能力评估，以及种群对环境变化的动态响应评估（Porter et al. 2002；Akçakaya et al. 2004；Carroll 2006；McRae et al. 2008）。本质上，这些方法的发展形成了下面将要讨论的 $r \times c$

矩阵的要素。

在人类改造和管理强度最大的地区，尤其是密集型农业区或小型高强度管理的保护区，生物多样性测量的本质通常是相似的，更加关注增加或者操纵多样性与种群规模。例如，种群动态评估的目的可能是控制一种有害物种（种群削弱）或者是保护稀有种（种群维持或促进）。因此，入侵生物控制可能是保护区的主要目的，而功能上对重要物种的保护可能是一项农业活动的目的。无论在保护区还是农业密集区，这些相反的目标所采用的研究方法通常是十分相似的，包含从基因到景观甚至生态系统水平上的几乎所有生物学层次。前者可能涉及基因改良生物到农作物或野生物种的基因渗透的风险评估（如 Zapiola et al. 2008；Piñeyro-Nelson et al. 2009；McGeoch et al. 2009），而在后一个层次上，可能需要考虑生境斑块和廊道的空间排列对生物多样性的影响（Damschen et al. 2006），不同生态系统相互作用方式对本土生物多样性的影响，或者在景观水平上生物多样性恢复的最佳模式（如 Rand et al. 2006；Richardson et al. 2007）。从本质上讲，这些测量指数关注的是能代表更大范围响应模式的一组生物多样性指数的应用，以及利用这套指数来监测环境或生物多样性的状态。

18.2.2 生物学指标和监测

生物学指标和生物监测长期被应用于害虫防治、生态毒理学及保护生物学领域（van Straalen & Verhoef 1997; McGeoch et al. 2002; Bockstaller & Girardin 2003）。便于使用和代表环境状况的生物学指标被认为是一种能够收集足够有效信息的方法，同时最大限度地减少所需的投入资源（McGeoch 1998）。在保护生物学领域，生物学指标和监测方法被认为是了解生物多样性及减缓人类对生物多样性影响的特别有效的手段。人们已认识到的有三类生物指标，它们分别有不同的功能（表 18.1）。这三类生物学指标的应用在一定程度上存在重叠，它们在原理上具有共同点。其中的关键是生物学指标和所关注的环境变量之间关系的可预测性［这里的环境变量是指非生物环境变量或生物环境变量，也就是说，在生物多样性监测中，关系可以是一个物种的多度和一个群落（集群）多样性之间的关系，如 Fleishman 等（2005）］。因此，生物学指标和所关注的环境变量应当满足：①具有显著相关关系（统计学上的显著性且有着大的效应值）；②关系稳健，即在推断的空间和时间范围中这种关系应当保持不变，或应是一致的、可重复的（McGeoch 2007；表 18.2）。如果满足代表性和通用性的其他准则，生物学指标的价值将会大大增加（图 18.2）。如果生物学指标或生物学指标体系（van Straalen & Verhoef 1997）没有遵守这些准则，包括明确的目标、便于抽样、成本-功效、分类学知识等附加标准（McGeoch 1998，Lawton & Gaston 2001；

第 2 章)，那么，不论采样和（或）测量方法是否正确，它都不可能是有用的。大多数利用生物学指标测定生物多样性的研究，其目的主要是量化和检验这些观点。

表 18.1　生物指标法的三个方面

分类
环境指标
能预测并易于观察和量化非生物环境扰动或环境状态改变的一种或一组生物
相关术语：哨兵；开发者；生物测定；富集器；生物标记
举例：土壤节肢动物群落的结构是反映土壤性质（如 pH）和人类活动影响的环境指标器
生态指标
能反映环境变化（如生境变化和斑块化，以及气候变化）对生物或生态系统的影响的一种或一组生物
举例：筑巢蜜蜂的种类和数量是反映欧洲农业区生境质量和生态变化的生态指标器
生物多样性指标
一组生物分类单元（如属、族、科、目或一组较高分类群的物种）或功能群，它们的多样性能用于反映一个生境或一组生境内其他分类群体的多样性
相关术语：代表；保护物；旗帜生物；重要物种
举例：特定蝴蝶类群的发生模式是美国中央大盆地中鸟类和蝴蝶物种丰富度显著协同变化的生物多样性指标

注：按监测目标及其在人类管理和改造的土地上度量生物多样性中的应用分类。

表 18.2　用于开发一个应用于管理和改造后的土地上的生物指标系统的步骤
（改自 McGeoch 1998）

序号	步骤	备注
1	确定环境、生态和生物多样性的指标的广义目标	见表 18.1
2	细化目标和明确终点	把目标放在特定的背景下，并定义与其相关的特定目标，例如，检测由农药使用变化引起的环境质量变化，或检测生境斑块化的增加对生态系统功能的影响
3	基于先验选择标准，如成本效益、在其他地区表现出的有效性、清晰的分类体系，选择潜在的指标	选择合适的生物种、类群、集群或群落（由研究尺度决定）
4	收集假定生物指标和相关环境变量（或影响因子）之间的关系	例如，测定指标对扰动或环境变量的响应（包含指标响应测定和环境变量测定）
5	建立假定生物指标器和相关环境变量相互关系的数学模型	测定这种相互关系的程度和显著性（图 18.2）
6	基于上述相关关系，确定应用该类生物指标器的可行性	如果上述相互关系较强或具有显著性（测定系数较高），继续下一步骤，如果结果相反，则从第 3 步重新开始
7	应用生物指标探讨和验证相关的研究假说	例如，依据时间梯度（年或季度）或不同样点，检验从第 6 步获得的相互关系（图 18.2）
8	如果上一步结果否定了零假设，则能基于原有的生物指标的应用目标提出具体建议	建立利用生物指标器进行监测的方法，如使用手册、关键方法和决策-支持系统等指南
9	建立（可选）生物指标的通用应用方法	在不同背景下，检测第 7 步形成假说，例如，不同农业区、不同生物区（温带 vs 热带），或不同扰动类型、人类管理制度等（图 18.2）

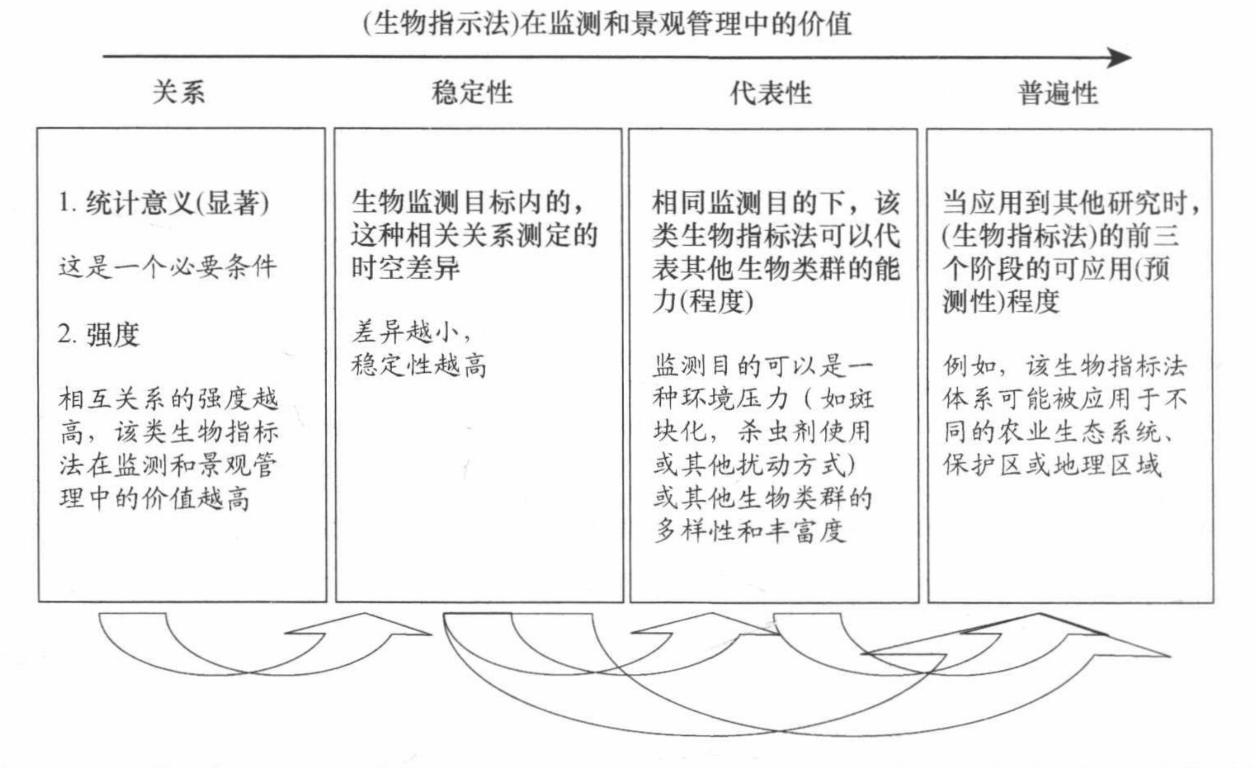


图 18.2　生物指标法的预测梯度（改自 McGeoch 2007）。图中的生物关系沿着可预测性的梯度（从左至右）变化，其作为生物指标法的价值增加，它作为评估管理和改造后的土地上生物多样性现状并监测多样性变化的价值也增加。

生物学指标的价值最终决定于其在生物监测项目上的应用性，如：监测环境修复的效果（Albrecht et al. 2007），监测河流水量管理对鱼类多样性的影响（Taylor et al. 2008），或者是评估生物多样性保护区设置的有效性（Jackson & Gaston 2008）。监测计划的功能与生物学指标的功能密切相关（McGeoch 1998，2007）。重要的是，当建立监控系统来检测（环境）变化对任何特定生物等级的影响时，监测的阈值和阈值识别变得尤为重要（Biggs et al. 2009）。这里重要的是区分生态学阈值（系统状态变量）和决策阈值（即管理行为的阈值，这可能是由社会价值，而不是生态阈值本身决定的）（Martin et al. 2009）。

在控制和保护的目的下，人们更多地关注为生物多样性管理提供监测方案（Mace & Baillie 2007；Regan et al. 2008；Foxcroft et al. 2009）。然而，随着生物多样性测定的开展，形成了一些针对生物多样性长期变化的有效检测方法，尽管它们最初的目的并非如此。例如，最近重新对 20～40 年前的工作进行调查，发现了许多有用的信息，特别是长期生态学和气候变化相关的多样性变化模式，涵盖了基因水平到群落水平。这些研究包括：黑腹果蝇（*Drosophila melanogaster*）随纬度渐变群中乙醇脱氢酶多态性的变化（Umina et al. 2005）；一个或多个种群个体大小的变化（Gilchrist et al. 2004），诸如蝾螈（Rovito et al. 2009）等特殊敏感类群的数量衰减，以及植物和昆虫群落组成范围的变化（Kelly & Goulden 2008；le Roux & McGeoch 2008；Raxworthy et al. 2008；Chen et al. 2009）。这些研究通

常会导致人们对早期调查中（实验设计）缺陷的关注，从而限制目前人们对这些早期研究的理解，但重要的是，这些研究能预示应当如何设计新的调查方法。在历史数据下重新调查一些样点，这样做的好处在于通过仔细评估、重复过去的工作，以尽可能地确保可比性，同时也为将来要调查同一个样地的人提供了一种可能更有价值的方法。

这些例子表明，深入思考前人的研究课题（通常这些课题的完整数据已被发表，见 Lawton 1999a）可以让我们获得独到的见解。事实上，新方法和现存数据的结合有很大空间，有利于进一步了解现代景观上生物多样性的变化及更一般的生态问题。虽然这些方法可能没有从常规意义上考虑“生物监测”，但它们提供了生物监测方法所寻求的多种信息。一些额外的例子很容易说明这一点。首先，物种丰富度的纬度梯度变化是最著名的生物学格局。特别是它被认为是能够说明相对长期的变化的一种生物学格局（Crame 2001），因为它显示出了存在于物种、生态系统和区域之间的多种变化（Gaston 1996b；Hillebrand 2004）。最近，根据在西北大西洋收集的长期渔业数据显示，不仅这种梯度变化表现出年际动态，而且这种动态与北大西洋涛动的信号及强度的变化密切相关（Fisher et al. 2008）。其次，表型对气候变化的响应程度（如物候变化或到达时间的提前，见 Parmesan 2006）有着微观进化的基础，或主要是对环境响应的结果，这是了解生物对未来变化的响应的一个重要问题（Davis & Shaw 2001；Chown & Terblanche 2007；Gienapp et al. 2008）。为了解析这些过程，通常需要个体间的亲缘信息。最近，Gienapp 等（2007）提出利用测定在时间上表型变化的研究方法，将这种变化转换为以“haldane（霍尔丹）”（形态学的霍尔丹法则）为单位的量，这至少提供了一个变化率估计，再看这个变化率是否在进化变化的理论和经验性研究的预期值范围内（如 Lynch & Lande 1993；Hendry & Kinnison 1999）。如果表型变化率高出百分之几的 haldane（霍尔丹），则这种变化很可能就不仅仅是这个平均性状微观进化的结果。最后，由于人类活动可能对动物的表型变化有实质的和快速的影响，以及生物体大小对环境变化的快速响应（如 Gilchrist et al. 2004，尽管并不总是与基因改变相关，见 Teplitsky et al. 2008），这些通常可从博物馆的标本中获得和使用的个体大小数据，在没有具体生物监测项目的情况下，可为了解环境变化提供深入的思考。

18.2.3　为管理服务的生物多样性测定

生物多样性测定的目的可以因景观改造和管理强度的不同而改变，并与研究的尺度密切相关。在建立这样一种观念后，本节将举例阐述如何利用不同的（测定）方法解决这些问题。希望这些方法不会成为大家解决问题的固有模式，这里

仅仅是为展示可用于经过人为改造的景观上测定生物多样性的不同方法。

（1）人类对鸟类物种丰富度的影响

人类对生物多样性有影响这一观点被普遍接受。然而，尽管建保护区有相当大的作用，但保护区对人类影响的削弱程度往往没有被明确地说明（Gaston et al. 2008b）。这是一种特殊情况，自然保护区并没有以保护生物物种为主要目的。反过来，有关大尺度下生物多样性分布规律的研究却通常会普遍地考虑人类活动的影响（见 18.2.1 部分）。Evans 等（2006a）在南非以 0.25°的经纬格（网格）为单元，使用鸟类地理（地图集）的物种丰富度数据，同时以归一化植被指数的形式估算能量可获得性，（地理信息图上的）一个保护区涵盖网格的比例，采用一个广义线性建模的方法，发现保护区（对当地鸟类多样性的保护）是有效的。在能量较低的区域，随着保护比例由 0 上升至 100%，物种丰富度由 64 个种增长至 85 个种。而在能量较高的区域，这种增长为：由 213 种增加至 250 种鸟类。这个较大尺度的、涉及 3 个保护区（并不是以鸟类为保护对象）的局部区和周边景观的研究表明，这些保护区确实保护了鸟类物种丰富度及其特定的觅食功能群（Greve 2007）。

（2）提高农业区和林业区的生物多样性

农业区和林业区生物多样性测定的目的通常包括：①通过配置生物多样性来增强生态系统服务功能的措施（如利用天敌的生物操纵措施、提供传粉的寄主植物和生境）（Bianchi et al. 2006）；②提高那些历史上曾被人类高强度和长时间改造的区域中生物多样性保护的基本价值（如 Kleijn et al. 2006；McGeoch et al. 2007）。针对提高欧洲农业生态系统的生物多样性这个总目标的研究显示，目前更需要有针对性的目标，以实现具体生物多样性目标（见框 18.1）。针对不同的目标，需要不同的管理措施来改善常见物种（通常是在一个地区起关键作用的捕食者和传粉者），或是为稀有物种提供适宜生境从而提高农业生态系统保护价值（Kleijn et al. 2006）。

Tscharntke 等（2005）的研究也清楚地表明景观改造和管理之间关系的重要性（见图 18.2）。在改造强度较大的农业区，通过管理措施提高生物多样性的效果不明显（因为可获得的生境资源很少），而改造强度较低的地区对提高生物多样性的管理的响应相对显著（框 18.1）。此外，研究受人类影响显著地区的物种丰富度可提供了解这些地区功能特性的见解。例如，Tscharntke 等（2008）提示了热带农业区与半自然的生境相比，不仅鸟类和昆虫种类更少，它们的功能多样性也不同。与天然林相比，人工林地中鸟类群落的食果类群和食蜜类群比食虫类群多。另外，对鸟类和昆虫两者而言，农业用地上种类组成更为相似（较低的 β 多样性）。该研究还表明，在受人工管理的景观上，景观结构的尺度是生物多样性的决定因素，这是由于经营区与非经营区生境间的距离对物种丰富度和功能

多样性有显著影响。

框 18.1　测定农业用地的生物多样性：目标和环境透视

从对农业用地的生物多样性测定中，我们发现了人类管理后的景观中生物多样性的规律和驱动因子，这些发现受研究尺度的影响。在受管理的景观中最大限度地提高生物多样性及其功能，这一双重目标的相互依存关系也在这个地区的工作中很好地体现出来。

图 18.3～图 18.6 显示的是在农业区内生物多样性和生态系统功能的正相关关系，并解释了管理效果是如何受土地景观结构影响的，同时提供了一个成功的采样设计案例，揭示了这些相关关系受尺度的限制。

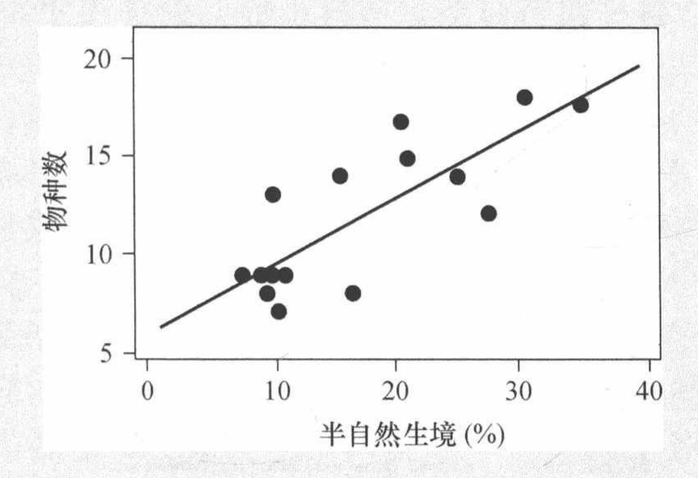


图 18.3　访花蜜蜂种类随着农业用地中半自然生境的增加而增加[重绘于 Tscharntke 等(2005)，并参考 Steffan-Dewenter 等（2002)]。

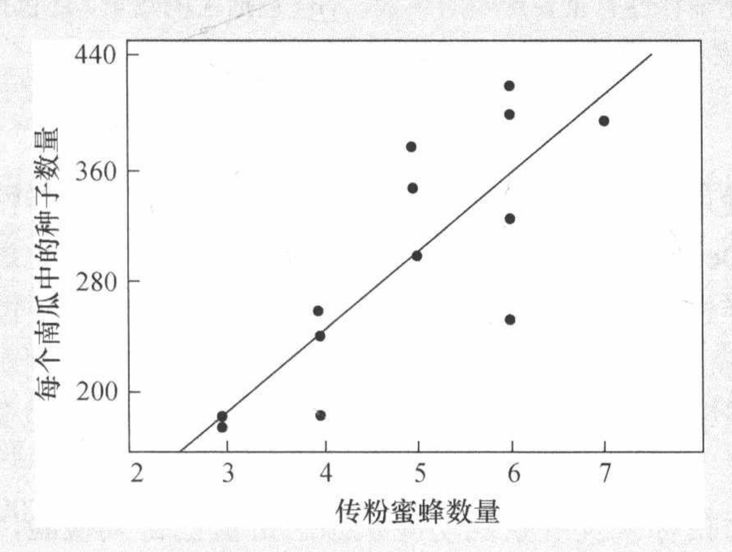


图 18.4　每个南瓜中的种子数量随着传粉蜜蜂的增加而增加 [重绘于 Hoehn 等（2008)]，清晰地显示出生物功能多样性的重要性。

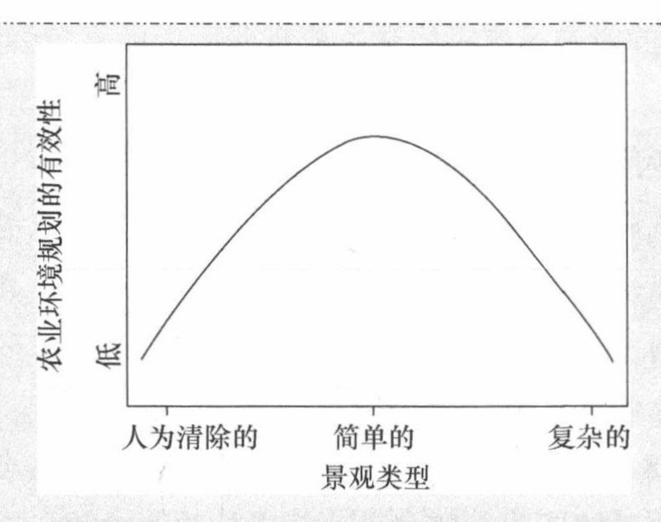


图 18.5 土地改造的程度（从完全清除到复杂处理）与面向增加生物多样性的管理方案的效果之间的驼峰曲线关系［重绘于 Tscharntke 等（2005），见文中的解释］。



图 18.6 Steffan-Dewenter 等（2002）采用的一个分层采样设计，空间标尺是半径为 250m 的圆，以及其他对生物多样性有重要影响的要素，不仅包括生境数量，还包括生境的空间特征，如不同管理强度梯度下土地的分布、大小和总面积等。

目前在混合使用的景观上，采用空间尺度方法的生物多样性测量取得了较大的进展（Steffan-Dewenter et al. 2002；框 18.1）。例如，谷物上蜘蛛的多样性受局域尺度（边缘多样性高于中心）和景观尺度（复杂景观的多样性高于单一景观）的结构的影响（Clough et al. 2007）。生物多样性格局和驱动机制对尺度的依赖性，是生物多样性测量研究的设计和数据分析的基础（框 18.1，也参见第 11 章、第 12 章）。

生物种类作为指标来反映景观功能状态的价值已得到检验，如采集巢居蜜蜂和黄蜂。一些独立的研究表明，有尾刺的蜜蜂（特别是它们的物种丰富度和多度）及少数黄蜂对生境隔离和植物多样性有显著且持续的响应（后者决定了它们的食物和可巢居的地点）（Tscharntke et al. 1998）。这类膜翅目动物作为指示生物具有

额外的价值，因为它们通常在农业生态系统中具有显著的功能（如作为传粉者或用于生物控制）。这类用于生物监测的生物类群对评估农业区和土地混合利用区的生物多样性价值和功能状态具有极为重要的作用（Schulze et al. 2004）。

一个区域中的不同样点之间，以及欧洲和热带地区的生物多样性、土地结构（景观结构）和管理措施之间的关系已有研究，这些关系具有相似性（这种观点已获得一定程度的共识，图 18.2）。因此，异质性在农业区和林区生物多样性的维持中具有重要的作用。

（3）管理景观中生物多样性测定的宏观生态学方法

最近，开始利用宏观生态学方法研究管理措施对景观中生物多样性的影响。这类研究方法是基于以下原理：假设管理方式和受管理的景观之间的关系具有随机性，以可比较的量纲单位能够被应用到任何管理方式的测定方法，更好地揭示群落对管理强度的响应，而不只是反映群落的多样性与组成。因此，Dornelas 等（2009）建议，物种多度分布的形状（SAD，以直方图表示的一个群落中物种多度的频率分布，见第 9 章和第 17 章）可用于推断环境异质性的相对程度。对于样本量足够大的的情况，SAD 为近似的对数正态分布，因此这些作者认为偏离对数正态分布的程度与环境异质性相关。特别是，他们假设异质性导致 SAD 具有多个峰，同时，在 SAD 形状的形成上不考虑异质性产生的机制。利用经一系列农艺措施处理（如施肥、耕作和覆盖不同作物）的杂草和种子库群落的研究，Dornelas 等（2009）证实环境异质性确实如预测的那样，形成具有多峰模式的 SAD。这个假说有待于在不同管理强度的梯度上的进一步验证，如果结果支持这一假说的话，将大大增加我们目前对管理景观中生物多样性的认识。

18.2.4　用于多样性测定的矩阵模型

本书开篇引用 Andrewarth 和 Birch（1954）的研究，很好地说明对早期一些认知的了解是必要的，如多度变化的模式和机制、环境测定、个体的生理和行为响应，以及多度的响应。如果不是在所有层次上，至少在大多数生物学层次上，这样讲也是正确的。虽然这个领域通常由 20 世纪独立发展起来的方法所主导（Gaston et al. 2009），但是目前的工作表明，这些方法正被重新整合，特别是通过大量现代手段来理解人类介导的气候和景观变化带来的影响（Chown & Terblanche 2007；Soberón 2007；Chown & Gaston 2008；Kearney & Porter 2009；Gaston et al. 2009）。

早期工作和当前方法的主要区别可能归根于计算机的应用，从而能够以空间显式的方式进行整合。当前对空间生态学的关注不仅是意识到空间尺度和结构

的重要性，也认为扩散过程的重要性，它会显著地影响许多方面，如表型可塑范围、边界位置和群落结构等（Hubbell 2001；Holt et al. 2004b；Veldtman & McGeoch 2004；Chown & Terblanche 2007；Angilletta 2009；Gaston 2009；第 11 章）。事实上，空间显式方法可能是不同层次上集成生物多样性测量的最有效手段（Hui et al. 2006）。这种方法不仅有利于理解生物多样性变化的模式和机制，在其他方面也具有重要价值，包括探讨景观改变和管理措施所导致的生物多样性和机制的动态变化，对人类有意识或无意识的影响的响应，以及对这些变化的进化响应等。

在多样性普查研究中，Bell（2003）认识到样点间差异在提供生物多样性矩阵中性状的空间变异信息方面的价值。从研究物种-样点矩阵（$r×c$）中的行和列数据的总和及方差可获得大量的有用信息，其中包括物种丰富度变化、物种的多度变化，以及群落嵌套程度［见第 11 章和 Simberloff 和 Connor（1979）的早期矩阵方法，即 Q 模式和 R 模式分析］。尽管 Bell（2003）的研究只采用了物种出现/未出现数据和多度数据，但这种矩阵的元素还可以包含其他特征指标，如个体大小。事实上，当加入这些特征指标后，$r×c$ 矩阵可以提供一种方法来区分生物种内、种间和集群（群落）水平上的性状空间差异，进而理解它们之间的关系（Gaston 2008a；图 18.7）。例如，个体大小的种内梯度性的差异可能与温度、水分、季节的长度、个体大小，以及世代周期有关（Chown & Gaston 2010）；种间差异也受距离位置、物种替代的影响，而群落变化包括这些因素的影响，以及物种丰富度变化的影响（Greve et al. 2008；Olson et al. 2009）。Dray 和 Legendre（2008）将这个矩阵方法的应用向前推进了一步，他们说明了物种多度矩阵与环境和表型（行为或其他表型性状矩阵）的联系（扩展的四角法）是如何用来描述物种、物种表型特征和环境之间的多元关系的。

$r×c$ 方法也可应用于生理学变量，如干旱耐受性、代谢率，或热耐受性（Gaston et al. 2009）。同样，在其他物种存在时响应的复杂性也能用 $r×c$ 方法进行研究［见 de Mazancourt 等（2008）和 Angilletta（2009）中的例子］。一旦这样做了，样点列就能分解为 2～3 个空间维度（x、y、z 坐标）［即空间显式地表示；见 Hui 等（2010）和第 11 章］，这样就会清楚地看到，这种方法能用来表征景观变化（即日平均最高温度或土壤类型的变化），它是一个将生存率、生产力及丰富度关联起来的函数（Chown & Gaston 2008；Angilletta 2009），它最后还能表征种内或种间的多度变化（图 18.7）。

另外，描述环境与多度之间关系的函数也可以采用其他形式，类似于四角法中问题的处理（Legendre et al. 1997；Dray & Legendre 2008）或者是空间显式的种群活力模型。进而，正如空间显式的种群模型那样，该矩阵具有时间步骤，随着景观矩阵的变化，功能矩阵的演变，或两者同时进行，能预测这些变化的结果。

(a)

i 样点/j 样点	最小临界热的物种-样点矩阵				种间变化	
	样点 A（40°S）	样点 B（38°S）	样点 C（35°S）	样点 D（30°S）	平均最小临界热	样点平均位置
物种 1	*4.0*	*5.0*	*6.0*	*8.0*	5.8	35.8
物种 2	3.0	4.0	7.0		4.7	37.7
物种 3	3.0	4.0			3.5	39.0
物种 4	2.0				2.0	40.0
群落（集群）均值	3.0	4.3	6.5	8.0		
群落（集群）变化	0.7	0.3				

注：斜体字表示种内空间变化。

(b)

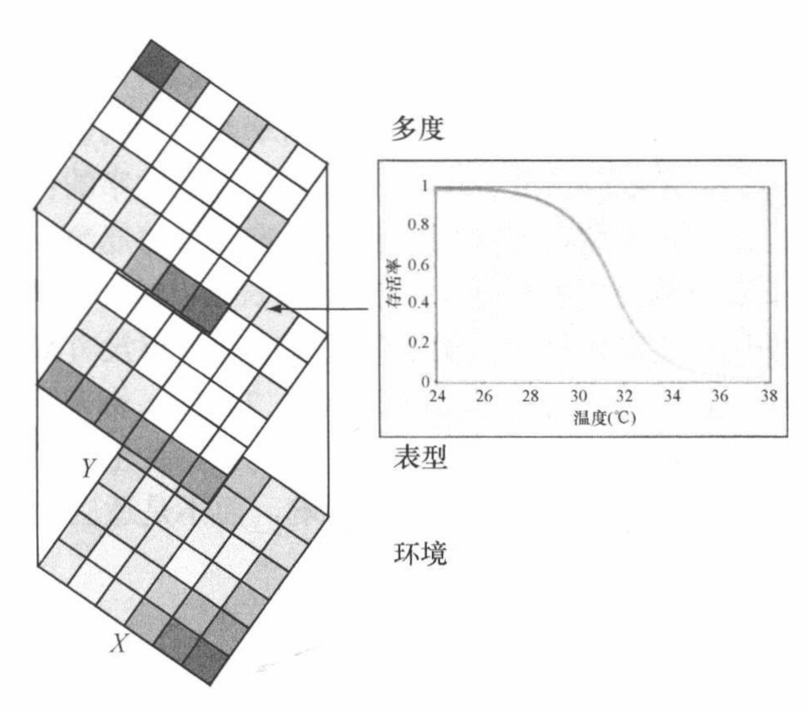


图 18.7　（a）一种“物种-样点”的 $r×c$ 矩阵方法：图中显示出生理指标在这类 $r×c$ 模型中的应用及其揭示的种内、种间和群落（集群）层面的变化。这里的变量是指最小临界热。种间变异由在其范围内的物种平均值计算。群落特征由样点内所有物种形态特征的均值和方差表示。（b）前面的矩阵如何在空间上揭示环境变化（图中下方的矩阵）、性能（一个致死温度的图）和多度变化相关关系的示意图。

在大尺度上，这个方法与 Kearney 和 Porter（2009）提出的机制生态位模型相似；在小尺度研究中，这个方法等同于空间显式种群活力评价；基于田间尺度，这个方法可被看作病虫害预测模型。因为环境的空间自相关结构及生物个体对这种结构的响应如何，也是有关大尺度格局的核心问题，如物种-面积关系、物种多度分布，以及占有率-面积的关系（如 Hui & McGeoch et al. 2007a，2007c；Storch et al. 2008），这种方法还提供了一种手段来认识环境变化是如何导致这些宏观生态规律形成的。从这方面来看，从空间格局推断生态过程最主要的风险是不同的或多个

生态过程可以产生相似的格局。McIntire 和 Fajardo（2009）概述了一种关联空间格局和生态过程的方法，能够以空间作为未测环境变量的替代得到最可能的推论。同样，基于 $r \times c$ 矩阵的零模型，可作为上述方法的替代或互补，也已由 Gotelli 等（2009）进行了细致的阐述。

经改造的景观为认识多样性的模式、过程和维持（保护），以及检验生物多样性测量的新方法提供了极好机会，这是因为相对于自然景观，这类景观更容易实施重复和半控制实验。这些新的矩阵方法对于认识人为管理区域上的生物多样性有多大帮助尚未确定。然而，鉴于这类方法在其他环境类型中的大量应用，我们认为，它们将会提供深刻的见解。

18.3　展望

至 2050 年，世界人口将达到 90 亿，人类活动对地球的影响也会相应地增加（Millennium Ecosystem Assessment 2005）。因此，在人类主宰的世界里需要开展生物多样性的测量；这个世界将有更少的物种、更难获得的能源、更清晰的边界，有更多的地区用于农业和油田的开采（Sutherland et al. 2008）。一些地区也将成为全新生态系统的场所，这些地区被人类活动高度改造，但没有很好地管理（本章没有对这个问题给予足够的关注；见 Hobbs et al. 2006）。将来测量生物多样性的学者毫无疑问要面临这些挑战。目前在改造的景观上测量生物多样性给我们的最大启发是：更多地关注如何降低人类活动的影响，而不是适应这些环境改变。

18.4　要点

1）人类目前占据了地球的大部分空间，不论是陆地还是海洋。因此，生物多样性的测定通常发生在由人类管理的景观上。

2）测量生物多样性的目的通常不同程度地取决于土地利用类型及景观变化程度和管理强度。

3）在人类经营的景观上，生物多样性测量的尺度可以涵盖多个层次，从基因和转录水平，到种群乃至群落和集合群落水平。除了要考虑这些生物等级性质外，针对这类景观不存在特殊的测量方法。然而，应当仔细地考虑景观的类型、结构、粒径和年龄等要素，这是由于研究和采样方法需要考虑具体的尺度。

4）生物指标的设定需要一个清晰的目标，同时考虑便于取样、成本和分类知识。生物指标和环境变量之间应当有显著、强劲而稳健的相关关系，随其代表性和普遍性的提高，前者价值将大大增加。

5）测定生物多样性的 $r \times c$ 矩阵方法，为全方位经营或经营程度较低的景观提

供了一种对多个生物系统的层次上生物多样性的模式和变化机制进行探索和整合的手段。目前存在的多个互补的方法都是基于矩阵的方法，在高分辨率下，这些矩阵可以被认为是连续的数据。

致谢

我们感谢匿名审稿人的修改意见，以及编辑对本章的约稿。S. L. Chown 的一部分资金来自 Stellenbosch University 的总体战略计划给予入侵生物学中心的资助。

第 19 章

基于化石记录估计物种灭绝

Peter J. Wagner, S. Kathleen Lyons

19.1 引言

许多生态学和古生物学的研究都关注物种灭绝。化石记录对于研究物种灭绝的长期模式尤为重要：尽管分析现存种的系统发生关系可以估计物种灭绝速率（Alfaro et al. 2009），甚至可以揭示大规模物种灭绝事件（Crisp & Cook 2009），但却无法证实三叶虫曾经存在过，或者斑点楔齿蜥（该类中目前仅存大型蜥蜴）曾经作为有鳞类（蜥蜴和蛇）的一个多样性分支存在。然而，研究人员利用化石记录，使用类似于在保护生物学中使用的方法来验证大灭绝事件的进程。本章，我们将回顾和综述当前推断生物灭绝模式的古生物学研究方法，从基于地层范围的传统方法，到结合化石样本所在地层范围中确切信息的方法。

生物多样性格局的古生物学研究也很关注现存物种丰富度与物种发生速率。但出于这些参数本身的原因，我们对它们并不关注。然而，现存物种丰富度（在古生物学研究中，通常以“多样性”表示）是一个重要参数，特别是探讨物种灭绝时，物种灭绝指标必然依赖于现存物种丰富度变化。物种发生速率同样作为一个重要参数，在时间跨度（即均匀分布在不同时间序列区间或集中于某一时间区间的开端）上物种发生事件的分布，对预测物种灭绝率事件假设的影响虽小，但其也很重要。此外，用于估算物种发生速率的古生物学方法与估算物种灭绝的方法在本质上是相同的，只是一个为发生，另一个为灭绝。因此，用于估算灭绝速率的化石数据，同样可以用来估算发生速率。

本章中另外一个重要的参数是化石样本保存（即采集）速率。正如生态学家所熟知的那样，不完整的采样会影响采集样本的物种丰富度（Hurlbert 1971），从而得出“假的”灭绝事件发生的结论（Solow 1993a）。古生物学家的研究中，不论是在区域尺度（Signor & Lipps 1982），还是在全球尺度下（Seposki 1975），不

完整采样都会影响化石记录的第一次出现和最后一次出现的时间。

研究人员认为，在化石保存不好的地质层区间内，所发现的化石样本可能会夸大了大规模物种灭绝事件，甚至会使我们对大规模物种灭绝事件形成错误的认识（Raup 1979；Smith et al. 2001；Peters & Foote 2002）。在所有研究领域，采样强度都是很重要的问题。因此在估计生物多样性和生物多样性动态时，本章还会讨论古生物学研究是如何强调采样的。

19.2　研究现状

19.2.1　基本指标

对于物种丰富度和多样性动态（即物种灭绝与发生）的古生物研究可以追溯到 19 世纪（Phillips 1860）。传统的古生物学研究利用综合古生物地质数据库（如 Sepkoski 1982，2002），其收录了一个物种最早出现和最晚出现的时间。这些物种被保存在一些特定年代的地层中：某个典型的地质学阶段或者亚阶段，但有时也与动物区系一样细致［因为时间可以和地质层一一对应，我们在这里使用“时间区间”来表示地层年代单位，详见 Gradstein 等（2005)］。由于多种原因，基于综合古生物数据库的研究，大多使用“种”以上的类群，从 20 世纪 80 年代中期开始，“属”这一分类单元就作为最为普遍的研究对象。

图 19.1 举了一个简单的例子。我们根据每一个时长为 t 的时间单位中，某物种最后一次出现时的情况来推断物种灭绝率。有两种指标被广泛使用：物种灭绝速率（pt：per taxon）和单个种的灭绝速率［pc：per capita；见 Foote（2000)］。物种平均灭绝速率衡量的是，现存物种中，在一个时间区间之后最后一些出现的物种数占现存物种数 S 的比例。物种平均的灭绝速率可以表示为

$$\mu_{\text{pt}} = \frac{S_{\text{L}}}{S} \tag{19.1}$$

式中，S_{L} 表示在某一时间区间内最后出现的物种数。在图 19.1 中，类群III和类群IV最后出现于t_2，因此$S_{\text{L}} = 2$。S 不是在某特定时间区间内采集到的物种总数，而是分布的地质层范围包含那个时间区间内的所有物种数之和。物种 V 在 t_2 中比较特殊：由于物种 V 首次出现在t_2之前，而最后出现在t_2之后，因此尽管没有在t_2中采集到，我们仍然假设它确实存在于t_2。这一假设只有在物种 V 是多系类群时才不可靠。在这一假设下，物种 I 与物种 V 的古生物地质数据看起来就是相同的，但是我们还需要更多详细的数据去认识类似于物种 V 的情况。因此，不管在t_2中采集到多少“贯穿该时间区间”的物种（如 I 和 V），均有$S_{t_2} = 5$，μ_{pt}=0.4（计算物种平均发生速率λ_{pt}，即用S_{F}替换S_{L}，表示首次在t_2出现的物种）。

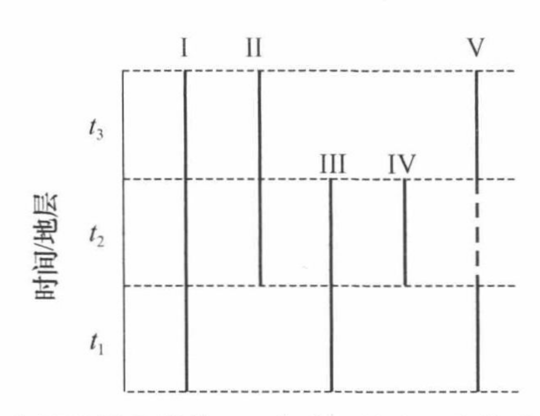


图 19.1　地层年代内存在 5 个假定的分类单元，每个 t 给定一个单独的地层年代单位，t_1 作为最古老年代。分类单元Ⅴ中垂直虚线表示，在 t_2 地层时代单位中并未发现Ⅴ。修改自 Foote（2000）图 1。

单个种的平均灭绝率衡量的是出现在某一时间区间之外的物种存活率，公式表示为

$$\mu_{\text{pc}} = \ln\left(\frac{S_a}{S_{az}}\right) \tag{19.2}$$

式中，S_a 表示从某一时间区间的前一个时间区间便开始持续存在的物种数量，S_{az} 表示在该时间区间前一个和后一个时间区间内都存在的物种数量（如贯穿该时间区间的种类）。值得注意的是，这里的单个种的平均数并不是指某一物种的个体数，而是指作为操作单元的种类。例如，图 19.1 中的t_2，S_a 为 3（种类Ⅰ、Ⅲ和Ⅴ），而 S_{az} 为 2（种类Ⅰ和Ⅴ），得到μ_{pc}=0.41。因此，单个物种在该时间区间内灭绝的概率为$1 - e^{-\mu_{\text{pc}}}$。如果我们仅使用同时跨越某时间区间前一个和后一个时间区间的种类去计算，那么此时单个物种的平均灭绝速率μ_{pt}和μ_{pc}一样。

地层年代的时间跨度变化非常大（Gradstein et al. 2005）。因此，学者经常用计算出的速率除以时间区间的长度，得到每百万年的物种灭绝率，而不是单位地质层的灭绝速率。如果灭绝事件分布于所研究的整个时间区间，那么这一做法是适当的。当物种更替是连续的时，更长的时间跨度理应对应着更高的灭绝率。然而，Foote（1994）指出，“未转换的”灭绝率指标数值与对应的地质层单位的长度是无关的，但与每百万年灭绝率呈负相关。在后面针对脉冲式和连续的灭绝速率进行讨论时，我们将回到这个问题。

物种发生与灭绝在时间区间上的分布对我们选择物种的平均灭绝率或单个种的平均灭绝率有非常重要的影响。如果物种发生和灭绝贯穿整个时间区间，那么物种的平均灭绝率将会高估灭绝的风险，同时也夸大任何一个时间片段的 S 值。那些只存在于唯一时间区间的种类——单体（singleton），如图 19.1 的物种Ⅳ，将会使上述问题更加严重。单体的出现通常受采样强度和可用化石量的影响（Raup & Boyajian 1988），排除单体将极大地降低物种的平均灭绝率的波动或变化（Alroy 1996）。单个种的平均灭绝率不仅可以很好地描述连续灭绝事件，也可以很好地反映脉冲式灭绝事件。

19.2.2　存活曲线

单个种的平均灭绝率在概念上引出存活曲线。在任何一个时间区间中的单个种的平均灭绝率反映的是整个时间区间内存活并进入下一个时间区间的物种比例。存活曲线反映的是在多个连续时间区间都存活的物种比例。

一些存活率研究分析比较高等级的类群，以了解不同类群之间的灭绝率是否显著不同（如 Simpson 1944，1953），或者不同类群之间是否存在普遍的模式（Van Valen 1973，1979；Raup 1991）。除此之外，对来源于同一时间间隔的分类单元的对比集进行同期群分析，以检验灭绝速率是否会随时间显著变化。在已知物种平均灭绝速率的情况下，N 个时间区间内的物种生存率$f(N)$为

$$f(N) = \mu_{\text{pc}} = \mathrm{e}^{-N\mu_{\text{pc}}} \tag{19.3}$$

在上面的例子中，已知$\mu_{\text{pc}} = -\ln\left(\frac{2}{3}\right)$，我们期望有 66.7%的物种存活时间持续超过一个时间区间，44.4%在两个以上时间区间存活，那么 33.3%的种类只存活了 1 个时间区间，22.2%的种类存活了 2 个时间区间。当然，现实中即使灭绝率由于偶然因素保持不变，物种的存活时间的变化也会非常大。如图 19.2，具有持续区间数为 1、2、3 等的物种的频率对数值对持续时间作图，其斜率近似等于μ_{pc}。

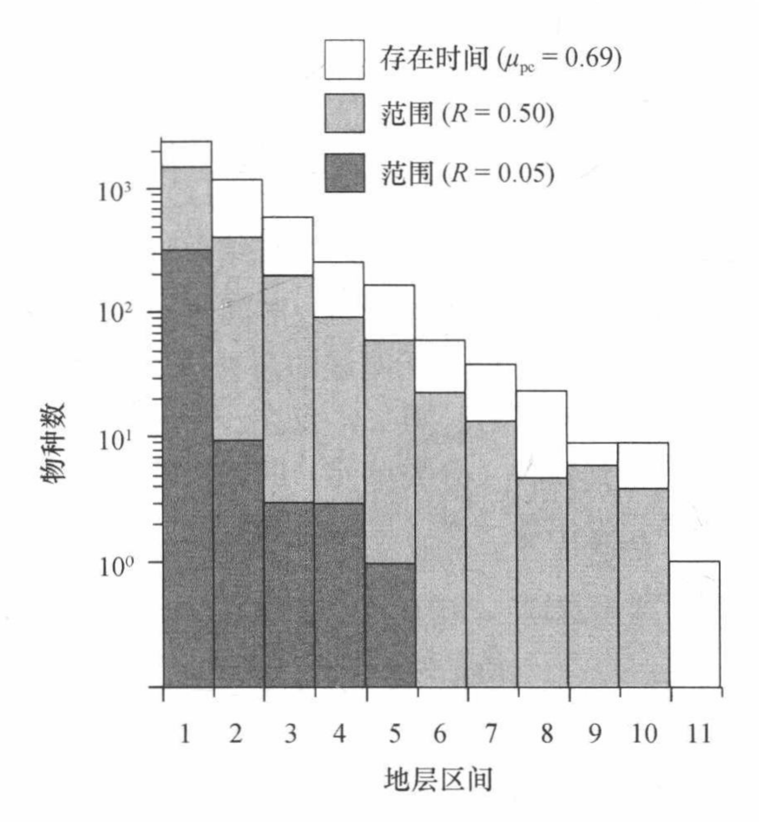


图 19.2　持续时间（出生到死亡的时间）与地层范围（首次出现到消失之间的地层年代单位数量）的关系。这里模拟了 5000 个种类，$\mu_{\text{pc}} = 0.69$，预测将有一半的种类在某一时间区间开始时出现，而在结束时灭绝。对地层范围的取样反映取样强度（R）0.5 和 0.05。和古生物学研究一样，持续时间与地层范围都划分到分离的时间区间中。

Foote（1988）使用 Monte Carlo 模拟算法验证了寒武纪三叶虫的存活曲线的斜率要比奥陶纪三叶虫显著更大。在对时间尺度进行修正之后，寒武纪三叶虫的平均寿命大大所短了，诊断出的模式甚至比 Foote 的研究结果还要明显（Bowring et al. 1993）。Raup（1991）使用同样方法说明，显生宙物种的存活曲线斜率符合广义的灭绝率"死亡曲线"的预期。

19.2.3 取样的重要性

即使μ_{pc}在物种间和时间上保持不变，方程 19.3 也无法预测物种的地质层分布范围，有三个原因。第一，如果在不连续的区间中测量生物化石的地质层分布范围（几乎都是这样做），那么仅在所有种类都在最底部的地质层发生时，$f(N=1)=\text{e}^{-\mu_{\text{pc}}}$才成立。如果物种发生连续贯穿于时间区间，那么我们预计（如）将有一半的种类跨越一个半区间，从t_x到t_{x+1}。因此，只有持续变化且分布在多于两个地质层区间内的种类的斜率才能反映μ_{pc}。第二，物种灭绝率不能预测现存种类的年龄；相反，同时代种类的年龄分布［即 Pease（1988）的一个后向的生存曲线，Pease（1988）或 Foote（2001b）的一个前期物种发生曲线］可以反映物种发生速率。

第三个原因最为关键：物种灭绝率是对物种的持续时间进行预测，但我们只能观测到物种分布的地层范围。由于化石的保存率会强烈地影响物种分布的地层范围，因此使用化石记录推导的存活曲线，实际上同时反映了物种的灭绝与保存情况（Sepkoski 1975；Pease 1988；Foote & Raup 1996）。例如，在两个进化枝上，物种发生与灭绝分别发生在一个时间区间的开始与结束阶段，$\bar{\mu}_{\text{pc}}=0.69$（图 19.2）。其中一个进化枝被挖掘发现到的概率 R 为$0.5/$时间区间；另一枝的 R 为 0.05/时间区间。这就是 Foote 和 Raup（1996）所阐述的两种模型。第一，在首个时间区间以后对数生存曲线的斜率相互平行；第二，仅在一个时间区间被采集到的物种占在两个以上区间内都采集到物种（分类单元）的比例随着 R 的减小而增加。在 R 很低的情况下，分类单元仅出现一次（单一时间区间）。据此，Foote 和 Raup 推导出化石保存率的公式：

$$R_{\text{FR}}=\frac{S_{sr=2}^{2}}{S_{sr=1}\times S_{sr=3}} \tag{19.4}$$

式中，$S_{sr=x}$为 x 个时间区间地层范围内存在的种类数（分类单元数）。在我们的例子中，当真实的 R=0.50 时，$R_{\text{FR}}=0.53$，当真实的 R=0.05 时，$R_{\text{FR}}=0.09$。

古生物学家对保存率（preservation rate）随时间的变化及种间差异非常感兴趣。然而，随后的工作认可了将保存效率与灭绝率相结合后可确切地预测物种的地层分布范围的假定。这将导致研究重点从对比存活曲线斜率差异，转变为对比

假定的灭绝率与保存率的似然度（Solow & Smith 1997；Foote 1997）。考虑这样一个简单系统，物种发生与灭绝分别发生在时间区间的开始与结束。灭绝速率就是在时间区间末灭绝种类数的期望值占总种类数的百分比。存在时间为一个地层时代（*sr*）的种类百分比为

$$f[sr=1]=\frac{\sum_{d=sr}^{w}\{P[\mu](1-P[\mu])^{(d-1)}\times d(1-R)^{(d-sr)}R\}}{1-\sum_{d=1}^{w}\{P[\mu](1-P[\mu])^{(d-1)}\times(1-R)^{d}\}} \quad (19.5a)$$

当 x=2，…，w 个区间（此处 w 为存在的时间区间允许的最大值），预期种类百分比为

$$f[sr]=\frac{\sum_{d=sr}^{w}\{P[\mu](1-P[\mu])^{(d-1)}\times(1+d-sr)(1-R)^{(d-sr)}\times\sum_{n=0}^{sr-2}\binom{sr-2}{n}(1-R)^{(sr-2-n)}R^{(n-2)}\}}{1-\sum_{d=1}^{w}\{P[\mu](1-P[\mu])^{(d-1)}\times(1-R)^{d}\}} \quad (19.5b)$$

式中，d 为真实的持续存在的地层时间，n 为某个可能被发现的第一个时间区间和最后一个时间区间之间的时间区间数（Foote 1997）。其中三个重要的重复项为

$\mu(1-\mu)^{d-1}$：在 d−1 个区间内未灭绝和在第 d 区间灭绝的概率，对于跨时间区域边界种类的 μ 等于μ_{pc}；

$(1-R)^{x}$：在 x 个地质层时间区间内未采集到样本的概率；

R^{y}：在 y 个地质层时间区间内采集到样本的概率。

上述两个方程的分母估计了采集到的物种比例，即 1 减去未采集到样本的种类的百分比，也就是物种持续存在时间为 d 个底层时间区间的概率，与在相应时间区间内部未被采集到的概率的乘积，随后再对所有可能的持续时间区间（w 个）求和。采用上述计算方式，是由于我们仅能基于采集到的物种的预测值去检验假设。方程分子同样是对所有可能的持续时间区间的概率求和。

方程 19.5a 及方程 19.5b 的分子的第二部分均表示范围为 *sr* 的地层在时间 d 内可能的组合数，表示为$1+(d-sr)$。例如，在持续时间 d=4（t_1，…，t_4）内，*sr*=4 时只有一种可能的地层组合，在持续时间 d=5，*sr*=4 有两种组合的可能（$t_1 \cdots t_4$ 和 $t_2 \cdots t_5$）。方程 19.5a 的最后部分是

$$\sum_{n=0}^{sr-2}\binom{sr-2}{n}(1-R)^{(sr-2-n)}R^{(n+2)}$$

即在给定符合地层时间区间为 *sr* 的所有地质记录的 R 下对概率总和。当 *sr*=4 时，所有种类至少出现在两个时间区间（最初一个和最后一个）。然而，有 4 个可能的地层记录与观察范围一致（图 19.3），因此，似然函数必须是对给定任意 R 的 4 种可能求和。

Foote（1997）对连续的地层范围提出了基于方程 19.5 但是比方程 19.5 更为复杂的方程。大多数古生物研究都使用不连续的地层区间，我们在此不做详细介绍。然而，以下我们将回归连续的 μ 和 λ（发生速率）对种类在地层区间预期的影响。在这种情况下，给定任意 μ 和 R 的组合后，利用方程 19.5 我们可以计算一条预期的观测存活曲线。然后，基于 μ 和 R 的组合，利用多项式概率可给出观测

数据的概率。然而，由于多种原因，这显然不能完全令人满意。特别是，当平均保存率相同时，这种方法对于比较物种间平均灭绝速率的普遍差异是有用的。最有趣的古生态学问题是关于在特定地层时间区间内物种灭绝速率上的差异。我们已有充分的证据表明，不同地层时间上的采样过程是不同的，这将会影响对物种灭绝的估计（如 Peters 2006；McGowan & Smith 2008）。

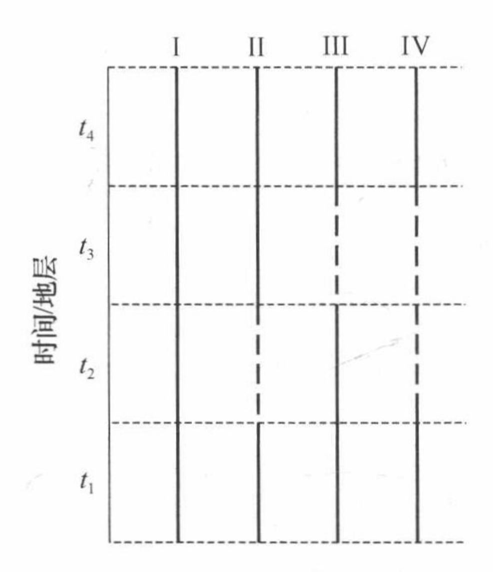


图 19.3　一个具有 4 种时间区间范围的 4 种确切的地层分布形成。

19.2.4　相关研究

Foote（2001c，2003）修改上述方法，来计算逐个时间区间的 μ、λ 和 R 值的方法。将方程 19.5 的一个变体应用在同生群的“出生”和“死亡”，也就是说，一个种类首次出现持续的时间多长，以及最后出现时物种的年龄多大。换句话说，不是分析种类最后出现的年龄向量，而是分析物种-地质层矩阵 X，矩阵格的元素X_{ij}，给出t_i首次出现的物种数和t_j最后一次出现的物种数。现在我们可将单独的μ_i和R_i（及λ_i）应用于方程 19.5 的变体。当 d=j 时，t_i内的物种发生的期望数将受 i 与 j 之间 μ 变化的影响，任何 $sr \leqslant d$ 的种类被采集到的概率将受 i 与 j 之间 R 的变化影响。因为任意t_i的R_i必须适应该种类的存活曲线前向和后向的存活概率，同时λ_i也与估计μ_i有关。但是，使观测矩阵 X 的概率最大化的参数计算工作量很大。例如，Foote（2003）对 Sepkoski（2002）汇总的海洋物种数据分析显示，在保存率较低的情况下，物种灭绝主要发生在 5 次大的灭绝事件时期（Raup & Sepkoski 1982），以及寒武纪种类的高更替率都需要较高的灭绝率。

最后，通过方程 19.5 估计灭绝与保存情况，实际上假定了这些种类在其所有持续时间内都一直存在。只有在物种发生与灭绝都呈脉冲式发生时，上述假设才成立，即集中在某些特殊地层时间区间。然而，如果物种发生与灭绝事件是连续

发生的，对于大多数种类来说，真正的持续时间将跨越第一个和最后一个地层时间上的一部分。这将有两个影响（Foote 2005）。第一，如果在时间区间内物种发生概率始终不变，那么一个真正持续时间为 2.7 个时间区间的物种，将有 70%的概率在 4 个连续的地质层时间区间内所有或部分的地质层中持续存在。第二，在首个或最后一个时间区间内一个物种被采集到的概率不为 R，而为$1-(1-R)^x$，x 为该物种出现的首个/最后一个区间的比例。鉴于这种细微的差别，Foote（2005）发现了强有力的证据，这些证据支持在大多数地质层时间区间里的物种灭绝与发生呈脉冲式。这一发现意味着，以百万年为单位对灭绝率进行标准化是极其错误的。

19.2.5　基于出现的多样性估计

当观测到的地层分布是仅有的数据时，我们需要采用前面章节提到的方法解决。然而在大多数情况下，我们的数据是地层分布范围内发现的化石的分布，如古生物数据库（http://pbdb.org；如 Alroy et al. 2001）。

这为我们提供了一个对任意t_i，利用存在于不连续地层的种类估计R_i的方法。图 19.4 中，4 个物种存在于t_2和t_3之间，因为在之前与之后的地质层内都能采样获得。这便引出一个简单估计（Connolly & Miller 2001b）：

$$R_i=\frac{S_{i.\mathrm{obs}}}{S_{i.\mathrm{az}}} \tag{19.6}$$

式中，$S_{i.\mathrm{az}}$为地层区间贯穿t_i的物种数量（见图 19.1），$S_{i.\mathrm{obs}}$为实际观测到的物种数量。如果使用R_i的经验估计而不是在求解μ_i（和λ_i）的同时求解R_i，那么对多样性参数的估计将变得更简单。

Foote（2007a）使用古生物学数据库中贯穿地层范围的种类计算 R 值，然后评估保存情况对重新校正过的灭绝率的影响。分析表明，直接估计的 R_i 解释了许多灭绝率低的地层区间内的“最后一次出现”的事件，在显生宙的灭绝并不像从前所认识的那么连续。相应的结果是，在随后的时间区间内灭绝率显著提高，最终的结果是，从“表象值”数据中获得的具有高灭绝率的时间区间的灭绝率在利用 R 优化后变得更高了。特别是，Foote 的分析表明，在二叠纪末期、三叠纪末期、奥陶纪末期和泥盆纪末期区间内的灭绝率要低于根据化石数据估计的“表象值”。因此，考虑到 R 后，大灭绝事件不仅仍然成立，还变得更加显著了。然而，正如 Foote 在上述工作中所强调的，数据的“表象值”也会导致相同的结论，例如，灭绝率不连续性的估计可以将少数几个大规模灭绝的时间区间和其他剩下的时间区间分开（见 Wang 2003）。

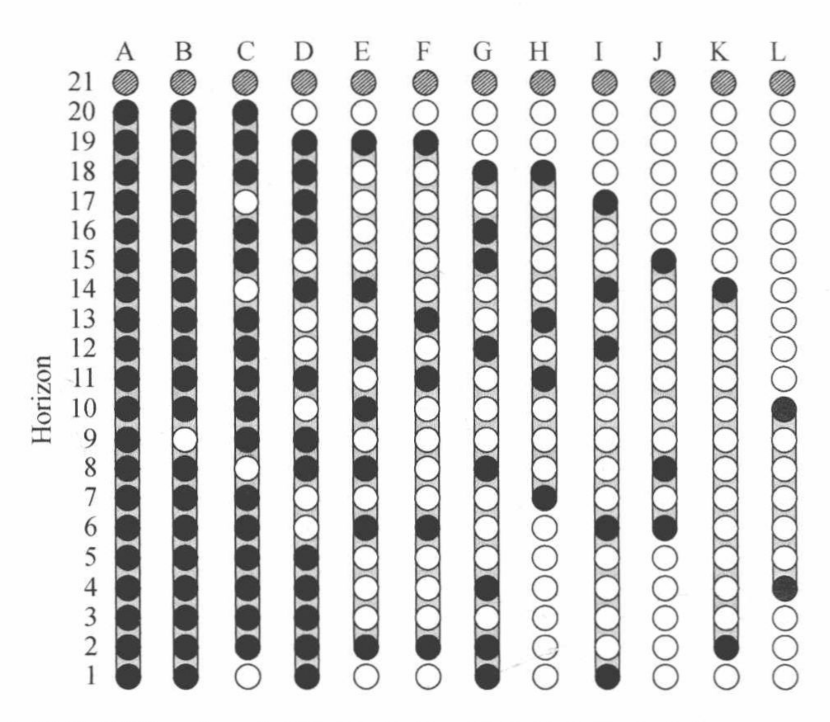


图 19.4 基于一个简单模拟，在一个截面上所发现的物种的假定分布。“Horizon”代表含有化石的地层，黑色圆圈代表采集到化石样本，白色圆圈代表未采集到化石样本，阴影圆圈代表灭绝后的第一个化石地层，灰色椭圆代表观测地层范围。尽管所有 12 个物种在采样的地层时间范围内都存在，但它们的灭绝（发生）是逐步发生的。

Connolly 和 Miller（2001b）利用时间区间上以属为分类单位的化石分布，使用捕获-标记-重捕获（CMR）方法估计保存、灭绝，以及物种发生的似然度。这是一种CMR方法的修正，它是根据生物保护数据估计现存种类的类似参数（Pradel 1996）。这种方法的一个明显优势是，我们可以对在相同的地层区间中，同一阶段的不同环境或生物地理单元下的多样性参数进行估计（Miller & Foote 1996; Connolly & Miller 2001a）。Alroy（2000）使用似然法估计最大化观测物种列表概率的参数来构建动物排序。与不断扩展的大型的生物数据库（如 PBDB）相结合的技术发展，代表了未来古生物学一个重要的发展方向（详见后文的“展望”部分）。

19.2.6 间隙分析

地层分布范围内根据化石发现的确切数量，以及与连续的或脉冲式的灭绝率有关的内容，一起指明了估计灭绝时间的最为准确的方法。上述方法最著名的例子或许就是由 Alvarez 等（1980）所提出的，在白垩纪末期生物的灭绝是由小行星撞击所带来的一次突发事件。然而，灭绝事件是脉冲式的而非渐进式的，这一观点并不是最近才有的（Erwin 2006）。一些理论认为较低周转率意味着灭绝事件常常是脉冲式的（Vrba 1985; Morris et al. 1995），我们许多关于地质层区间的概念一般默认灭绝事件是脉冲式周转的（Shaw 1964）。Foote（2005）的研究不支持

分布于整个地层时间范围内“渐进式”的灭绝机制。然而，地层年代的阶段甚至亚阶段跨越的时间都是以百万年计的，然而“渐进式”灭绝的假设预测的灭绝进程仅仅数十万年。因此，虽然脉冲式灭绝假设预示着在数万年或更短的时间内灭绝，但基于历史数据（天气资料）脉冲式和渐进式的灭绝假设可以做出相同的预测。因此我们必须关注地层单元中发现的化石分布，以找到渐进式与脉冲式假设在预测灭绝时间上的差异。

在明确脉冲式与渐进式灭绝假设的预期时，保存情况再一次显得非常重要。保存情况与取样结果的不确定性意味着，即便所有种类都在相同时间段灭绝，我们仍然可能从化石记录中推断出种类逐渐消失（Signor & Lipps 1982）。简单模拟说明了 Signor-Lipps 效应（图 19.4）。假设在第一次和最后一次在地质层中都出现的物种共 12 种，分布于 21 个化石层位中，并且这 12 个物种多度服从 Zipf 分布（γ=2.0），每个样本的保存情况都相同。虽然这 12 个物种在整个地质层时间区间中都存在，但仍然可能仅仅因为采样的误差，使得采样数据显示它们逐步在地质层中消失：尽管常见种在区间中可以从底部到顶部都能采集到，但不常见的种类的分布范围却会被极大地截短了。Solow（1993a）注意到保护生物学家面对类似的问题：由于采样的随机性，连续 5 年以上都不能采集到稀有种是非常常见的，因此，在一段很长时间内未采集到某物种不能作为该物种灭绝的证据；相反，在任何长度的时间范围内都很难由于采样的随机性而漏掉那些常见种，因此，未采集到常见种的情况可以作为其灭绝的强有力证据。

相比保护生物学家，古生物学家具备一个优势，即他们可以持续在所有时间对应的地层中采样。最终通过积累采样数据，稀有种便可能被找到。但是这样的工作太费时费力，并且会花费大量的经费，因此很难在很多地方开展。因此，我们可以利用已有的数据寻找解决问题的方法。因此便产生了所谓的间隙分析，即利用样本间的间隙（或缺口）的预期值来估算灭绝与 Signor-Lipps 效应。

Strauss 和 Sadler（1989；也可见 Marshall 1990）在任意给定的置信区间内（CI），使用狄利克雷（Dirichlet）分布估计，物种化石最后出现与其真实的灭绝之间存在的间隙：

$$g = sr \times \left[(1 - C_1)^{-\frac{1}{H-1}} - 1\right] \tag{19.7}$$

式中，g 为假定的间隙，sr 为观测的地层分布范围，H 为化石床的层数，C_1为地层末端范围的置信度（CI）。需要注意的是，如果使用连续的“米”（Strauss & Sadler 1989）或者“时间”（Marshall 1990），那么地质层分布范围大小将是最末尾的化石床序数减去 1，并且单独一个样本没有地层分布范围这一说法；最小化的地层分布范围为 1。这里我们简单地使用化石层，因为在单位地层或时间中的化石层的非随机分布需要对上述方法进行调整（Marshall 1994，1997，以及下面的展望）。

因此，对于物种 E，在最后出现的化石层外，$g_{50\%}$为$18 \times [(1-0.5)^{-\frac{1}{7-1}} - 1] = 2.2$个化石层。换言之，有 50%的概率，确实灭绝发生于 E 最后出现的化石层与这之后的 2.2 个化石层之间，另外 50%的可能则发生于 2.2 个化石层之后。

Marshall（1995）建议使用 50%的置信区间检验灭绝同时发生的零假设。Marshall 使用上述$g_{50\%}$估计范围作为最佳灭绝区。图 19.4 中，一半物种的$g_{50\%} \leqslant 2.2$，一半物种的$g_{50\%} \geqslant 3.1$。因此，序数为 22 的化石层是灭绝最可能发生的化石层。由于上述推断都基于所有物种最后一次出现的情况，因此我们不能拒绝灭绝事件同时发生的假设。使用沉积物而不是化石层，Marshall（1995）发现白垩纪的菊石类不能拒绝灭绝事件同时发生，但$g_{50\%}$值很好地预测了富含铱的化石层是白垩纪的末期。相反，Marshall 和 Ward（1996）证实，晚白垩纪双壳类的 50%区间线早于在断面最后出现的近一半物种。由于明显地有许多物种在 50%置信度的物种最优灭绝时间后存在，几乎肯定了有多次双壳类灭绝事件。

Marshall 的基本方法非常适用于灭绝事件次数的似然度检验。基于 Solow（1996）最初的模型，Wang 和 Everson（2007）使用假定灭绝事件的似然度，并给出 S 个种类的灭绝事件发生的化石层序数$\zeta_{1 \ldots S}$的模型：

$$\mathrm{L}[\zeta_{1 \ldots s} | sr_{1 \ldots s}, H_{1 \ldots s}] \propto \prod_{i=1}^{S} \left(\frac{sr_i}{\zeta_i - FA_i + 1} \right)^{H_i} \tag{19.8a}$$

式中，FA_i为物种 i 的首次出现，因此

$$\zeta_i - FA_i + 1 = g_i + sr_i \tag{19.8b}$$

（即观测的地层范围 sr 加上缺口 g，表示假设的灭绝事件 ζ）。只有在地层范围是分散而非连续时，此处的“+1”才是必需的。需要注意的还有，因为 $g<0$ 是没有意义的，所以其对应的似然度必然为 0。对于任意物种 i，灭绝事件的似然度随着g_i的增加而减小。参数的数量等于灭绝事件的数量。因此，最简化（可变参数最小化）的假设是所有灭绝物种的灭绝事件同时发生，并且最有可能的单参数（单一灭绝事件）假设所有 ζ_i 都发生在对应种类的最近一次出现的化石层（图 19.4 的第 20 层位）。相反，最复杂的假设是每个物种的灭绝事件都是独立的。最可能的基本模型是所有物种的 $g_i=0$，此时由于物种很多，ζ 值将会非常多（因此有许多不同的参数）。这一假设的支持概率（用最大值对似然率对数进行标准化）为 0。有大量不那么复杂的模型，如双参数的假设，设置两个单独的灭绝事件，给定第 20 个化石层的灭绝事件似然度为$\zeta_{A \ldots F}$，第 19 个化石层为$\zeta_{G \ldots L}$。

似然率对数比值检验（Edwards 1992）能够评估是否复杂的假设预测的数据显著地好于简单的假设。图 19.4 中，$\zeta_{A \ldots L}$的支持度（依据最可能的假设的对数似然率对数值进行标准化）为−7.34。我们是否拒绝这个灭绝事件连续发生的假设，取决于我们对这个假设赋予了多少参数。Wang 和 Everson（2007）采用了 S，因为 S 个物种中的每个物种对应一个灭绝事件。然而，在这个例子中，只有 7 个化

石床出现了某种类的“最后一次出现”的事件。这意味着我们需要用 7 次灭绝事件来完成所有 12 个物种灭绝，自由度为 6（7−1）而不是 11。自由度的值是非常关键的，因为，如果我们假定最有可能的假设需要 12 个参数（p=0.20），我们便不会拒绝灭绝事件在同一时间发生的零假设，而我们假定最有可能的假设需要 7 个参数（p=0.02），我们将得到相反的结论。然而，当有最大可能性成立的基于 12 个参数（p=0.54）或 7 个参数（p=0.11）的假设被拒绝，或者 3 个参数假设被拒绝时，一个双参数假设（$\zeta_{A...C}$=20，$\zeta_{D...L}$=19）是对单参数假设的显著改进（支持率为−4.45；p=0.02），（$\zeta_{A...C}$=20，$\zeta_{D...F}$=19，$\zeta_{G...L}$=18；似然度为−3.13，p=0.10）。这时，所有 12 个物种在同一时间灭绝显然是错误的，同样所有灭绝事件发生在最后两个化石层也显然与持续很久的灭绝事件的观点相冲突。

信息理论的准则为评估这一假设提供了可选择的方法。这个方法很吸引人的一点就是，这些标准可以让人们得出这样的结论：那些简单的假设还会优于复杂的假设，而不是简单地不拒绝（Burnham & Anderson 2002）。赤池信息量准则（AIC，Akaike 1973）还可以使用样本量进行校正（Burnham & Anderson 2002）：

$$\mathrm{AICc} = -2\ln\mathrm{L}[\zeta_{A...L}] + 2K\left(\frac{S}{S-K-1}\right)$$

式中，K 指参数数目，物种丰富度 S=12 是数据的点数。由于$\mathrm{AICc}[\zeta_{A...L} = 20] = 17.1$，其中$\mathrm{AICc}[7\text{ 个不同的}\zeta_i] = 42$，这样我们就更加倾向于单次灭绝而不是 7 次灭绝的假设。但是，和最好的单次灭绝的假设比起来，我们仍然最倾向于那个双参数假设。一方面，有人或许会批评这个方法不能处理正确的假设：最后一个地层后所有的物种都灭绝了。然而，最好的假设把所有的灭绝都集中在最后两个地层仅仅是一种近似的方法，所以我们对这个方法还是比较有信心的。

Huelsenbeck 和 Rannala（1997）依据一定的保存速率 R，估计了一段时间内不能发现生物化石的概率。虽然这在直觉上是合理的，但是 R 本身就是一个未知量。在 Wang 和 Everson 的方法中 R 并没有被明确地表述，但是我们不得不考虑 R 的不确定性带来的问题。一种对 R 的估计方法如下：

$$R = \frac{H}{sr} \tag{19.9a}$$

正如图 19.4 中所展示的那样，由于分母低估了真实的持续存在时间，这个公式倾向于过于高估保存速率（Wagner 2000；Foote 2001a）。另外，还有一种基于已知地层范围内的发现而给出的无偏估计，即：

$$R = \frac{H-2}{sr-2} \tag{19.9b}$$

即便是这样，我们也不可以用如下公式估计灭绝概率的似然度：

$$\mathrm{L}[\zeta|H, sr, R] = \left(1 - \frac{H-2}{sr-2}\right)^{g}$$

首先，即便是最可能的 R 值，也可能会有很大不确定性，尤其是那些存在时间跨度很短，并且只在很少的化石床上采集的物种样本。尽管通过公式 19.7b 我们可以最大化地层数据的概率，观测数据和假设的缺口的联合概率可以用如下公式最大化：

$$R' = \frac{H-1}{g+sr-1} \tag{19.10}$$

假定最大值为

$$\max L[\zeta, R|sr, H] \propto (1-R)^g \times ([1-R]^{sr-H} \times R^{H-1}) \tag{19.11a}$$

$$\propto (1-R)^{g+sr-H} \times R^{H-1} \tag{19.11b}$$

式中，公式 19.11a 中的第一项是在对应时间范围内没有生物化石被发现的概率，第二项是在观察的地层范围内，第一次发现某种类之后在观测地层范围内又发现 H–1 个该种类化石样本事件的二项分布概率（二项分布的数学形式在所有的假设中都相同）。需要注意的是，由于真实的持续时间的一端已经暗含在我们的假设中了，因此我们只需要用化石层数减一来对化石层数目进行校正，即截去底层。

对于所有 H 值都大于或等于 2 的物种，目前我们能够采用公式 19.11 估计一次或更多灭绝事件的似然度。回到在图 19.4 中的例子中，以 20 为化石层数，10 个 $H_i \geqslant 2$ 的物种在单个灭绝事件中灭绝的对数似然度为−18.70。在假设有 7 个参数时（p=0.23），物种在最后一次出现后灭绝的对数似然度增加到−14.65，我们也没有充足的证据去拒绝单个ζ的假设，而在信息论的准则下，情况更糟（$\mathrm{AICc}[\zeta_{A\ldots L}=20]=39.8$ vs $\mathrm{AICc}[\zeta_{A\ldots L}=LA_{A\ldots L}]=71.3$）。不过，基于对数似然度比率检验的结果（$p$=0.03）或 AIC（$\mathrm{AICc}[\zeta_{A\ldots C}=20，LA_{D\ldots L}=19]=37.8$），在第 19 和 20 层化石层灭绝事件发生的假设（$\ln L=16.25$）仍然是更可信的。

与 Solow/Wang 和 Everson 的方法相比较，这个方法的一个潜在优势是可以允许研究人员检验在一定地质层范围内保存情况的变异程度。如果是这样的，R 值的变化就可以显式地表示出来（见 Solow 1993b；Wagner 2000）。例如，检验一定化石层内 R 的线性增加或者减小便可以由变化的发现和缺失的概率来简单地检验发现和缺失事件的确切顺序。或者，研究人员还可以假设保存速率突然改变。如果缺失的频率增加或降低，那么最后一次出现和灭绝之间的时间间隔就会相应地增加或降低。例如，图 19.4 中的物种 I 随着时间推进，又不断被发现：在第 2～11 化石层中发现了一次，在第 12～16 化石层中两次。最可能的 R 值便是$\frac{5-2}{17-2}=0.2$（公式 19.7b），其对数似然度为−7.51（$=\ln[0.2^3 \times 0.8^{12}]$）。$R$ 的最好渐进变化：$R_2=0.05 \rightarrow R_{16}=0.34$，让似然度变为−7.14。最好的两-阶段型 R 值：$R_{2\ldots11}=0.1$ 和$R_{12\ldots16}=0.4$，将支持度（对数似然度）增加到−6.86。上面两个例子我们都不能拒绝在物种 I 分布范围内采样是均匀分布的假设，同时考虑到在 20 个化石层中采样，我们没有特殊的理由不相信那个似然度数值。但是，Wagner（2000）提供

了经验性的案例，在那里这个方法拒绝了 R 的同质性，从而导致假设的灭绝事件有不同的似然度。

19.3　展望

关于物种灭绝的研究在很多方面向前发展，其中许多还只是进行了初步的探索。尤其重要的是，建立类似 PBDB 这样的数据库，以确保对某一分类水平灭绝速率和保存情况准确的估计，这是前面所介绍方法的下一步工作。例如，利用观测到的贯穿整个地层的物种化石数据来估计 R，可以确定一个地层区间上的平均取样强度。显然这并不能代表所有生物的属。尤其是在高分类水平下，属或科内的物种丰富度会显著地影响物种的保存速率，同时其他因素，如某个分类单元中物种的空间分布也可以影响保存速率。

Foote（2007b）发现在其存在的时期内，属的出现率是呈钟形分布的，即在属存在的初期和末期出现率较低，在中期则较高。由于随着时间的推进新属不断出现，这就意味着同一时期，不同属在钟形分布曲线的位置不一样。除此之外，不同属的钟形分布的峰值（即最大的出现率）也不一样。上述两个因素结合起来就意味着我们可以估计出在每段时间内保存强度的分布，而不仅仅是估计每个属的 R 值。而最吸引人的就是我们可在贝叶斯框架下利用物种出现率的钟形分布来评估灭绝风险（如 Solow 1993b）。换句话说，当一个属广布并且物种丰富时，在钟形分布峰值所对应的灭绝概率较低（如 Foote 2008）。反之，在分布两端的灭绝概率就比较高。出现概率随时间的分布是否服从正态分布还有待检验，但是如 PBDB 数据库的出现已使得我们可以评估研究对象的常见程度与灭绝风险相关性。

我们认为常见的属比那些不常见的属的灭绝概率更低，一定程度上是因为我们觉得广布种才会在化石记录中比分布范围狭窄的种更常见（如 Jablonski 2000）。但是由于采样调查的地质上并不是随机的，因此我们不能简单地对挖掘化石中目标研究对象的出现概率和它们的地理分布画等号。我们需要对特定的地理单元进行采样（见 Foote et al. 2008）。Alroy 等（2008）介绍了在采样过程中考虑到化石样本的空间散布，对物种丰富度随时间的变化的估计进行标准化。在检验不同的物种灭绝模型的预测时，我们可采用相同的方法来考虑化石样本的地理分布。

不仅如此，时间单元或空间单元中的某种生物化石出现情况会掩盖其在分布地点上的多度信息。一般来说，多度和发生次数之间有很好的相关性，在其地理范围内的多度都较高的类群往往发生次数也较多（Buzas et al. 1982；Alroy et al. 2008）。但是，在对一段时间进行缺口分析时，样本多度变异很可能会对该存在物种的缺失可能性产生重要的影响（见 Hurlbert 1971）。模拟中可以在每个样地采集

相同数目的样本，但是现实中，所有的化石层都是不等的：采样的可行性、化石埋藏条件和风化作用等的差异，因此在同一区域内，有一些样地会比其他的样地有更多的样本。Weiss 和 Marshall（1999）在估计寒武纪三叶虫灭绝边界时，就明确地考虑到了这点。McElwain 等（2009），通过观测最可能的植物物种相对多度分布变化，而非物种灭绝的物种丰富度损失，估计了三叠纪末期植物的灭绝情况。结合上述两种方法，利用多度为 0 时即为灭绝的假设，我们可以估计多度随时间或地层变化的似然度。将 R 移过一段的逻辑在这里也适用，除非事先已知 N 个样本中有 n 个目标物种，我们要问的是在采集 X 个样本时是否会没有发现任何一个物种。

在没有假定一个特定的地层年代尺度的情况下，另外一个非常好的方法就是使用排序方法描述生物化石组成的更替（如 Alroy 1992，1994，2000；Sadler & Cooper 2003）。尽管这些方法被当作可重复的、高分辨率的年代地层学方法，它们以相同的方式利用化石分布，并需要以同样的方式对置信区间进行研究，在地理和地质尺度的综合研究。

最后，有人或许会问，缺口分析是否合理地提出了针对灭绝时间的基础假设。正如上面所说，最复杂的部分就是灭绝发生的次数。由于一次灭绝只有一个事件发生，因此它就是零假设。统计上来讲，由于仅有单次灭绝会最大化所需缺口的最小数目，因此单次灭绝事件发生也必然比 7 次灭绝事件发生的可能性更小（见图 19.4）。但是，如果我们回过头看看灭绝速率，这并不是最合理的零假设。单个灭绝事件发生需要两个速率：非灭绝事件的“背景”速率与 100%灭绝的单个脉冲速率。因此我们就可以提出问题：在单个化石层已知灭绝速率的情况下，在还剩余 Y 个物种时，那么物种灭绝事件发生 X 次的概率是多少？如 Weiss 和 Marshall（1999）所说，灭绝概率提供了在支系在 1，2，3…存在的先验概率，并在最后一层找到。上述先验概率乘以一个缺口的似然度，从而生成该种类距现在最后一次发现在 1，2，3…个化石层之中存在的后验概率。该后验概率之和就是我们对每个化石层中灭绝的物种数目的计数。例如，在图 19.4 中，基于均匀灭绝速率和采样的数据，我们会得到最后两个化石层之中有多次物种灭绝。这是反驳渐进式灭绝假设的强有力证据。然而，如果物种最后一次出现的情况在调查区域内分布得更加均匀，那么将物种持续存在时间扩展到调查区域的最顶部的地层就会变得更加困难，它们不仅越来越不可能，而且发现物种在最顶部地层仍然存在的可能性也不大。

19.4 要点

1）化石记录的数据为检验多种多样的灭绝假设提供了可能。

2）上述分析不仅可以在很宽的时间尺度上开展，还可以在与“生态时间”相近的地层时间区间内进行。

3）不论研究的时间尺度如何，考虑生物保存情况对于生物灭绝的古生物学研究都十分关键。

第 20 章

估计物种密度

Michael L. Rosenzweig, John Donoghue II, Yue M. Li, Chi Yuan

20.1 引言

20.1.1 问题：什么是物种密度

1969 年，让那些关注生物多样性的学生们感到吃惊的是，植物种类多样性最高的地点不是热带雨林，而是澳大利亚和南非的常绿灌木丛（Richards 1969）。这一结论是基于物种密度的估计：在一定范围内的物种数量（S）除以这一区域的面积（A）。然而，Parsons 和 Cameron（1974）推翻了这一结论，他们意识到，正确比较多样性的方法应该是比较物种-面积曲线：一个具有较高物种-面积曲线的系统在任意面积下都有较高的多样性，它具有更多的物种。读者将在下文看到，简单地将物种数除以面积获得的物种密度很容易让人产生误解。

但是，尽管关于植物多样性有大量的讨论（Rosenzweig 于 1995 年重复强调），我们在阅读很重要的文献时发现，使用线性的除法估计物种密度时仍然出现相同的错误。例如，Stein（2008）提出对美国公共土地物种多样性的一种有意义的分析，他们的目标之一是在不同类型的公共土地上比较不同物种的密度。

他们得到的结论认为，相比包括美国国家公园和森林在内的其他公共土地，属于美国国防部的土地承担了更多的物种保护责任。影响这一结论的大部分原因来自于一个惊人的柱状图，图中 y 轴表示物种密度（其文章中的图 3）。与美国国家公园管理局管辖的土地（物种密度第二位）相比，美国国防部管辖的土地呈现出大约 3 倍的物种密度。然而，柱状图中的物种密度是通过物种数量除以管辖土地面积获得的，它们严重误导了对物种密度的判定。

的确，美国国防部承担保护物种多样性的责任。Stein 等指出，大约 23%的物

种栖息于美国国防部管辖的土地。国防部必须肩负起保护栖息地的责任，尽管避免那些栖息地被破坏是极其困难的（如打靶场、坦克练习场等），但是，若按面积比例计算，它承担的责任并不像柱状图所显示的那样重大。国防部仅管辖 12.1×10^6hm^2 的面积，国家公园管理局管辖 33.8×10^6hm^2，国家森林管理局管辖 78.1×10^6hm^2。使用任意的物种数量 S 除以管辖面积，意味着国防部物种保护的工作量是国家公园管理局的 2.8 倍，是国家森林管理局的 6.5 倍。

20.1.2　定义物种密度

我们怎样才能正确地估计物种密度呢？如何正确定义物种密度以便我们对物种的估计有意义？答案正是在于使用非线性关系 SPAR（Species-Area），这是问题所在。SPAR 表示物种-面积关系：随着面积的增加，在这一区域发现的物种数也在增加。生态学家对于这一关系研究了超过两个世纪，已相对成熟，所以生态学家将其称为"定律"（Lawton 1999b）。

SPAR 通常是在对数轴上的一条直线：

$$\log S = c + z\log A$$

式中，A 代表区域面积，S 代表物种数，另外两个参数为回归系数。一些令人兴奋的研究结果已经从数学上证明了在对数标尺下 SPAR 接近直线，但存在一定的曲率（Leitner & Rosenzweig 1997；Allen & White 2003；McGill & Collins 2003）。将对数标尺 SPAR 近似看作直线的优点时可以对参数进行线性估计。另外，我们还可以计算物种密度。考虑到无论调查面积还是体积的大小，密度或者浓度都是一个固定的量，因此，一个种群密度为每公顷 3 只沙鼠，意味着 10hm^2 将有 30 只沙鼠，100hm^2 将有 300 只，而 1000hm^2 将有 3000 只，以此类推。然而，对于物种密度不能这样简单地计算，因为 SPAR 并非绝对线性。例如，甲虫的物种数量符合公式 $\log S=1.3+0.177\log A$，那么 10hm^2 将有 30 种甲虫，100hm^2 将有 45 种，而 1000hm^2 就会有 68 种。如果我们使用物种数量除以面积（S/A）获得物种密度，那么分别得到 3、0.45 和 0.068。所有这些结果都来自于一个类群的物种，并通过简单的公式计算，$\log S=1.3+0.177\log A$，所以实际上三者应该有相同的物种密度！图 20.1 说明了通过物种数除以区域面积产生的错误。

现在，我们利用 SPAR 了解不同区域面积始终保持不变时的定量性质。这一性质就是系数 c，为了让其更接近算术密度，我们对其进行反对数转换，现在我们可以定义物种密度 C

$$C=10^c=S/A^z$$

SPAR 的两个系数 C 和 z 本质不同。z 反映了 SPAR 的尺度（Rosenzweig 2003）。不同生物地理区域的比较，大于 0.55，给出的值接近 1。来自同一地区的不同大

小的区域面积通常小于 0.23，大于 0.12。z 值的差异具有理论意义，并反映了不同尺度上的生物学过程。

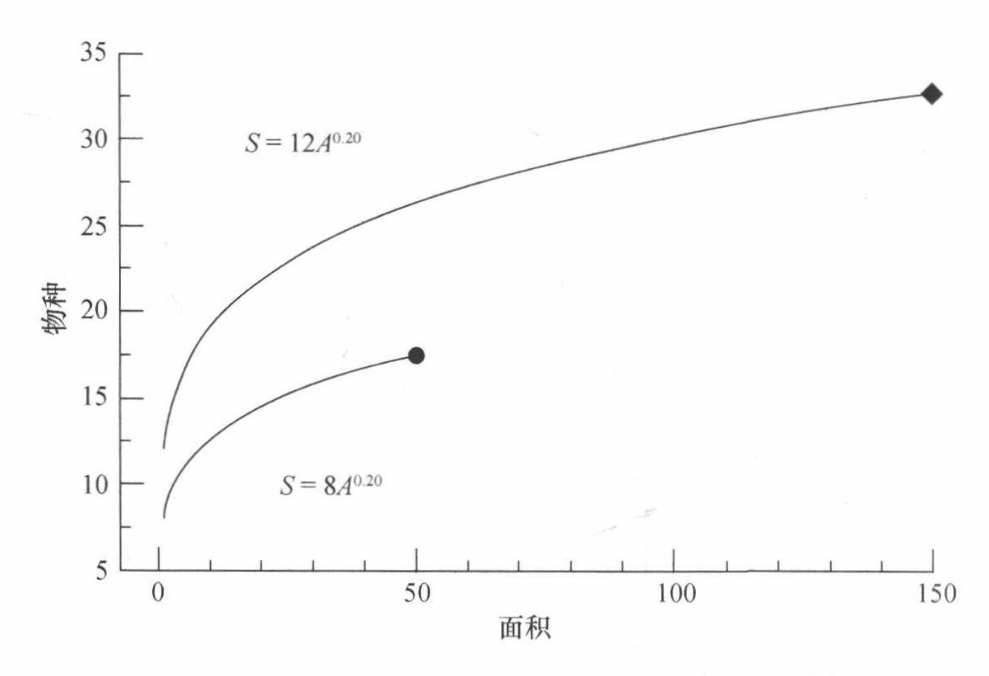


图 20.1 比较两个模拟样本。 两者均由 z 为 0.2 的 SPAR 生成。下方样本中，C=8，在 50 个面积单元上获得 17.5 个物种。上方样本中 C=12，在 150 个面积单元中获得 32.7 个物种。因为 SPAR 为曲线，算术密度为 S/A，采样时随着 A 值变化而变化。在这种情况下，S/A 分别是 0.350 和 0.218，即下方样本的密度更大，S/A 没有揭示样本的任何生物学特征。相比之下，物种密度S/A^z，独立于 A。两个样本的物种密度分别为 $17.5/50^{0.20}$（=8.0）和 $32.7/150^{0.20}$（=12.0）。

然而，除了尺度差异，z 值变化非常小。或许我们可以用一个约定估计 C，或者把 z 值直接设置为 0.2，那么物种密度就为 $S/A^{0.2}$？这已经是一个很好的改进，但这里我们将努力做得更好以获得基于数据的估计值。

20.1.3 在关注环境的时代，物种密度具有新意义

由于美国国家科学研究委员会（NRC）（2000）提议将物种密度作为基础环境指标，进行有意义的物种密度比较的重要性随之增加。NRC 希望通过这些指标能让决策者对美国环境现状给出一个概括性的说明，潜台词是存在令人担忧的问题。许多人担心我们的环境问题是失控的，不透明的，简单而客观的指标将逼迫决策者有所作为。

NRC 没有认可采用错误的线性估计物种密度的方法，取而代之的是，他们采纳了 Rosenzweig 提出的基于 SPAR 计算的 C 值：$C=S/A^z$。Rosenzweig（2004）将国家科学研究委员会的提议进一步扩展。

然而，还没有一篇论文详尽阐述计算物种密度的方法。在本章中，你会发现计算 C 并不麻烦。我们将使用弗吉尼亚州获得的庞大植物数据，揭示由野外数据

计算物种密度面临的挑战。我们将探索避免这些问题的方法，以获得可靠的估计，并对结果进行检验。我们从描述数据开始，并首先分析我们是否面临挑战，然后提前识别并面对它们。

20.2　数据集

20.2.1　数据描述

我们的数据来自弗吉尼亚州自然遗产项目（VNHP），该项目意在拯救弗吉尼亚州的本土植物、动物和生态系统。我们只分析植物数据（弗吉尼亚州自然遗产项目 2006；DCR-DNH 植被样地数据库，3.0 版；弗吉尼亚保护和娱乐署，自然遗产处）。植物数据由三部分组成（表 20.1）：

• 在弗吉尼亚州有记录以来所有 4205 种植物名单列表。每个物种的列表信息包括拉丁名、常用名、科名、全球（global）要素排序、州（state）要素排序及现状。

• 弗吉尼亚州自然遗产项目采样并记录了 652 个样地的详细信息，包括区域面积、经纬度、海拔、坡度、生态区域、生态群落和土壤特征（pH、N、S、P 等）。在 652 个样地共采集到 1001 种植物，平均每个样地 11.3 种。

• 每个样地的物种目录，以及每个种在每块样地上的覆盖度得分。覆盖度得分是一种多度的测量方法（以下将讨论），然而没有提供其他方法测量的多度。有 3402 种，但有一些种类并没有在任何一个样地中被采集到；但有 1001 种采集到的物种，平均每个物种出现 7.4 个样地。

表 20.1　弗吉尼亚州自然遗产项目的所有样地具有 6 种不同的面积（属于 7 个生态区域）

面积（m^2）	1000	800	400	300	200	100
样点数	50	1	588	2	5	6

生态区	样点数	生态区	样点数
未知区	1	坎伯兰/蓝岭和大峡谷	17
中央阿巴拉契亚森林	444	切萨皮克湾低地	10
山麓地带	155	新英格兰低地/北山麓	8
蓝岭南部	13	中大西洋海岸平原	4

20.2.2　数据处理

所有数据录入 Microsoft Access，编写代码计算 SPAR（本章所有代码都可以

在 evolutionary-ecology.corn/data/speciesdensity 下载）。我们编写的代码功能之一就是消除覆盖度变量。所有覆盖值为 0 到 9 的整数，由于并非多度值，因此代码将所有大于 1 的数据转换为 1。这样，数据集就转换成有/无（0/1）数据矩阵。

20.2.3 NP：*A* 的替代

如果我们有多度数据，可以将其作为面积的替代。*x* 轴为个体数的对数 log*N*。但我们并没有多度数据，尽管覆盖得分的确可以作为多度的粗略测量，但我们没有关于其如何测量多度的信息，甚至不能确定当覆盖度得分从 1 变为 2 时的定量含义是否等于覆盖得分从 3 变为 4。

在数据子集中，所有样地的面积相同，样地数（NP）是对 *A* 很好的测量。尽管样地有 6 种 *A* 值，但在整体数据集中，我们使用 NP 作为 *A* 的替代。我们对单个区域的样地进行同样的分析。这样做是合理的，因为每次分析我们将样地随机重复 1000 次，所以得到样地平均的 SPAR。然而，读者应该意识到，每增加一个 NP 而增加的面积因具体情景而异。这取决于具体分析中的平均样地面积。了解这个情况，需要时可以用 *A* 替换 NP。

为了获得每个累积曲线，我们逐一添加样本，并统计每一步的特有种（采用框 20.1 中讨论的 WS2M 软件计算 1000 次重复）。之后再使用线性回归，分析 log*S* 与 logNP 在每一步的平均值，从而获得 SPAR 的累积曲线。

框 20.1 WS2M

EstimateS 是估计生物多样性时运用最多的消除样本大小偏差的软件。然而，我们采用自己的软件 WS2M 进行分析。WS2M 基于 EstimateS，但在 Windows 平台上操作，拥有 EstimateS 所不具备的特点。这包括多个外推公式——再次证明了方法的有效性，以及通过非线性回归拟合（不是最大似然法）的 Michaelis-Menten 外推公式（MMf）。WS2M 基于 Burnham 和 Overton（1979）提出的五阶折刀法进行参数估计。它适用于 0-1 数据。

WS2M 需要三个纯 ASCII 输入文件中的一个文件。在这项工作中，我们输入矩阵：每个物种是一列，每个采样点是一行。数据是某一个物种在一个样点上的多度，由一个空格隔开。在矩阵之前有两行 ASCII，第一行是一串 ASCII 字符，我们用它来说明矩阵的名称和定义矩阵。第二行是一对说明矩阵大小的数，列在前面。如 Willow Slough 的蝴蝶多度数据：

34 6
1 1 42 53 44 9 1 837
4 1 7 5 9 2 2 2 50 13 1 1 1 11 14 5 5 2 0 0 0 0 0 0 0 0
19 6 0 188 126 36 0 7 5 1
23 29 43 50 3 3 257 26 9 0 5 5 9 5 24 10 1 2 2 3 0 0 0 0
2 0 0 44 474 18 0 167 1 0
9 8 19 21 2 9 552 30 12 0 7 9 13 15 19 6 1 0 0 1 0 0 0 0
6 0 0 175 293 14 0 16
4 0 0 20 12 6 24 20 50 7 15 3 3 0 2 25 4 2 2 0 1 1 1 0 0 0
27 0 0 52 743 31 1 363 1 0 10 7 11
25 4 11 1041 18 38 21 18 12 19 11 15 3 1 1 0 3 0 0 0 0
4 0 0 128 146 38 0 18
6 1 9 7 13 4 19 1 132 2 11 1 3 0 6 31 45 3 0 0 0 0 0 0 0 0

上面这个例子为 6 个样地中 34 个物种的多度（在这个例子中，一个样地对应一年的数据）。第二个例子表示相同的记录，但转为 0/1 形式的数据（出现-没有出现，或有-无）：

34 6
1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0
0 0 0 0 0
1 1 0 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1
1 0 0 0 0
1 0 0 1 1 1 0 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 0 0
1 0 0 0 0
1 0 0 1 1 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 0 1
1 1 0 0 0
1 0 0 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0
1 0 0 0 0
1 0 0 1 1 1 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 0 0
0 0 0 0 0

必须给所有矩阵一个扩展名“prn”，放在同一个文件夹。WS2M 需要你做这些处理。

WS2M 并不知道你输入的是多度还是 0/1 数据文件。你加载了数据矩阵后通过设定的标记告诉程序。

- 在操作列表中，选择“重排样本次序“或”重排个体“的操作
- 再选择“设置可交换“和”不检查个体重排“的操作
- 在高级选项列表中，选择“仅重排出现”的操作

对 0-1 数据分析需要进行上述设置。其他的设置在用户手册中解释了：http://eebweb.arizona.edu/diversity/，在这个网址也可下载程序（ws2mb.exe）。

WS2M 是个研究软件，它不是商业性软件。WS2M 会自动提示你出现的一些错误且自动纠正，但不多。它依赖你的专业背景，特别是你事先决定的目的。它不是万能的。

WS2M 产生一个输出文件，你可以根据自己喜欢的软件再调整图形，直接生成的图几乎不能直接使用。（作者之一是色盲，另外两个也很讨厌对色彩进行重新调整！）同时，这个软件对 Windows 系统的利用水平很低。这使得它很强大和速度快，但也意味着会不可避免地出现一些漏洞，当你关闭 Windows 时会弹出一个错误警示图标。这是一个 Windows 系统的漏洞，对输出结果没有影响。

WS2M 还可在 Windows Vista 下运行，至少在 32 位版本下是可以的。

20.3 密度估算

20.3.1 第一个密度估算

对于首次分析，我们在完整数据中集合了所有 652 个样地，并不考虑样地的大小或生态区域。平均每个样地有 43.8 种植物。线性回归的结果为 $\log S$=2.06+0.34logNP。所以，物种密度为 114.8（10^c：$10^{2.06}$）。密度单位不是物“种数/面积”，而是“物种数/样地$^{0.34}$”，此时 SPAR 的 R^2 为 0.96，两个系数具有的概率的数量级为 10^{-15}。

然而，图 20.2 显示，由于对线性关系存在系统偏差，我们必须进一步细化分析。预测的 S 值在 NP 值较小时比较大，而在 NP 值较大时却比较小。因此，较高的 R^2 值是存在误导性的；这是由于 NP 来自于对数标尺，左侧的点很少。

此外，我们还要面对 4 种不同面积的样地存在的多度数据缺失，我们将对其进行转换。

20.3.2 相同样地大小的数据子集的密度估算

x 轴的变量是 NP，样本中的样地数。一个物种在 1000m^2 样地中缺失的含义与其在 200m^2 中的缺失完全不同。正确和适合的解决方式是在相同采样面积下进行分析。400m^2 的 588 个样地的总面积最大，其次为 1000m^2 的 50 个样地。我们分别对其进行分析，并分别与 652 个样地的整体数据进行比较。

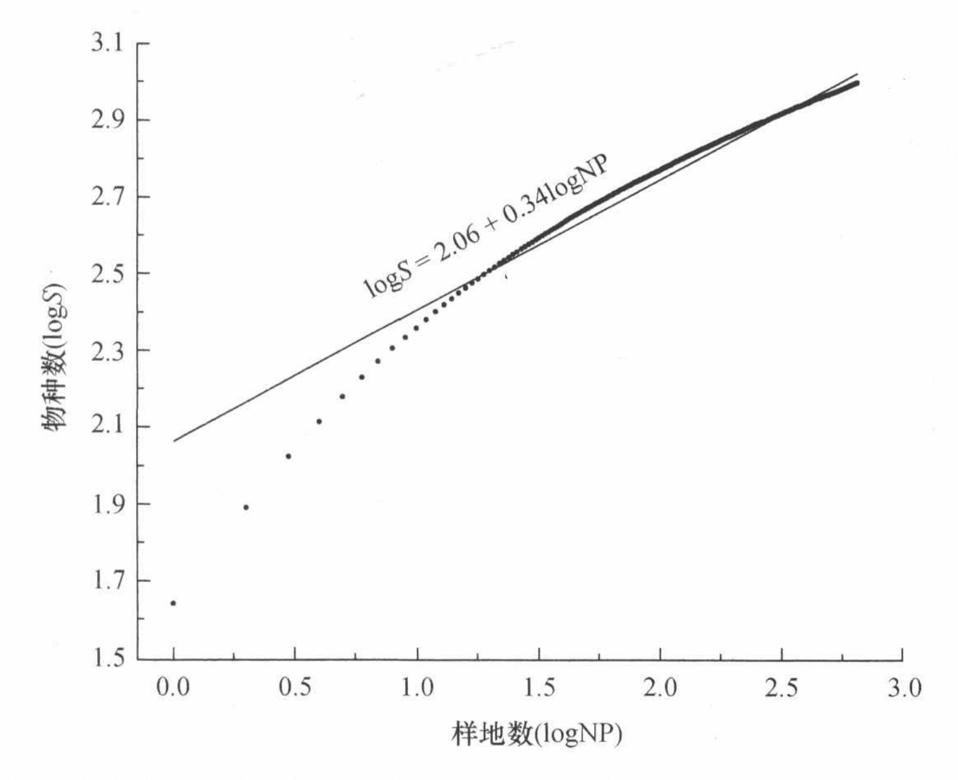


图 20.2　弗吉尼亚州植物物种密度的简单估计。尽管来自 7 种不同生态区域且面积不等，不包括所有 652 个采样地。每个样地以随机的次序加入到累积曲线，并重复替换 1000 次后获得平均值。结果获得明显的上凸曲线，估计的 z 值为 0.34，物种密度为 $114.8/A^{0.34}$。

（1）$400m^2$ 样地的密度估算

$400m^2$ 样地平均物种数为 42.25。558 个 $400m^2$ 样地共计物种数为 931 种，而整个数据共计 1001 个物种。线性回归方程为 log$S$=2.04+0.34logNP，因此，物种密度为 109.6（$10^{2.04}$），与 652 个样地的物种密度 114.8 非常接近。SPAR 的 R^2 为 0.96，两个系数概率为 10^{-15} 数量级，甚至还低一点。

（2）$1000m^2$ 样地的密度估算

有 50 个样地的面积为 $1000m^2$，总计物种数为 551 个。线性回归方程为 log$S$=1.92+0.50logNP，因此物种密度为 82.4（$10^{1.92}$），低于 $400m^2$ 样地数据集（见上文）。SPAR 的 R^2 为 0.98，两个系数的概率的量级也为 10^{-15}，甚至还低一点。

尽管 R^2 值较大，令人印象深刻，但如同图 20.2 一样，图 20.3 也显示出对线性关系的系统偏差，预测的 S 值在 NP 值较小时比较大，而在 NP 值较大时却比较小，但在 $1000m^2$ 样地的回归偏差明显小于 $400m^2$ 样地。这是因为 $400m^2$ 样地覆盖较大范围的 NP 值，同时包括大量的远离图右侧的点，线性关系也是太陡峭的。

我们通过重新分析 $400m^2$ 的前 50 个样地，确认了我们的解释。我们并没有完全重新分析，只节选了 50 个点，回归方程为 log$S$=1.76+0.55logNP（R^2=0.98），结果更加接近 50 个 $1000m^2$ 样地而不是 $400m^2$ 样地结果。物种密度为 57.6，比 50 个 $1000m^2$ 样地的物种密度低，结果似乎是合理的，在较小的样地面积获得较少的物种数。

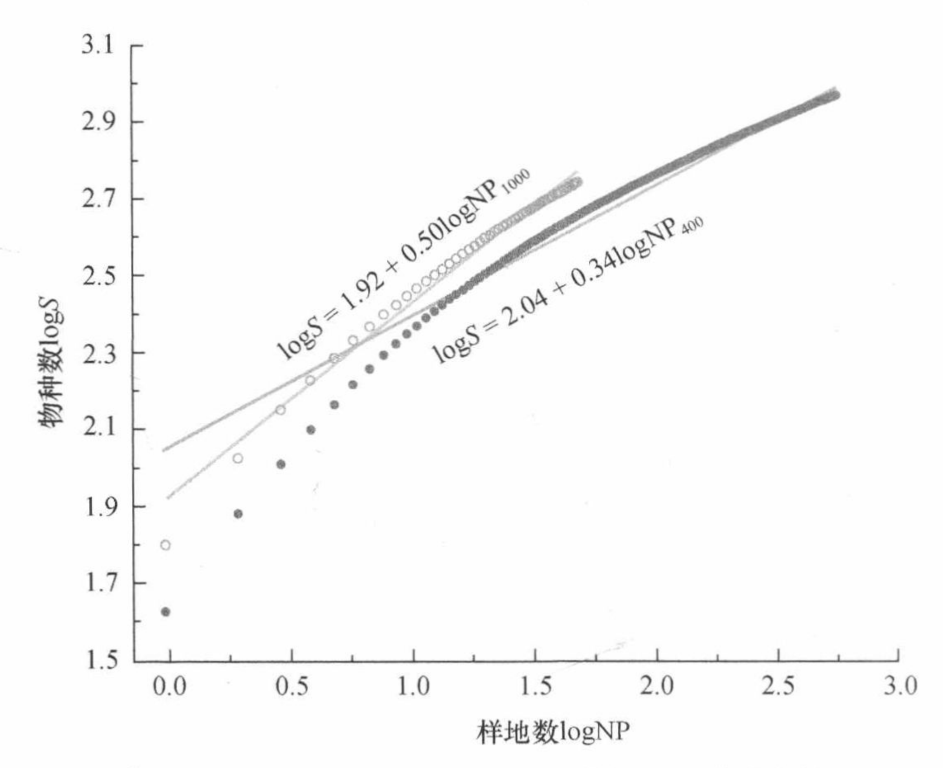


图 20.3　一组 1000m² 样地和另一组为 400m² 样地的分析。400m² 样地的分析结果与图 20.2 相似，但 1000m² 样地具有更陡的 z 和较小的物种密度。两个分析的累积曲线均具有向上的凸形，导致不同的 z 估计值。

（3）400m² 样地与 1000m² 样地

1000m² 样地的 z 值为 0.50，400m² 样地的 z 值为 0.34，但是计算物种密度的首要步骤是由 z 值产生 A（或者替代）。所以如果两个样本来自同一曲线的不同区段，将会得到不同的 z 值（0.50 与 0.34），物种密度也会不同。因此，为了使物种密度有意义，必须建立在相同的 z 值下。

因此，分别计算两种样地面积的物种密度时会发现以下两个问题：

- 比较物种密度时需要具有相同 z 值；
- 如果样本包含不同的曲率范围，从获得的 SPAR 数据点形成的曲率将会导致不同的物种密度。

这两个问题的关键都是曲率，曲率确实是一个严重的问题。如果对数数据遵循这样的规律，从一部分数据集估计的 z 值将与从另一部分数据估计的 z 值不同。是什么原因导致曲率并且如何去除这一影响呢？下一节我们将重点讨论。

20.4　SPAR 中的曲率

SPAR 产生于 4 个过程（Rosenzweig 2003），其中两个过程在弗吉尼亚州植物样地中起作用：

- 随着区域面积的增加，此区域中的生境数量也在增加；
- 在累积样本中，较大区域面积总是包含较多的个体。

因此，当我们测量 400m^2 植物样地的物种多样性时，有两个信息会影响结果：真实的物种多样性与我们估计物种多样性的样本大小。样本越小，我们所发现的物种比例越小。不幸的是，这将会带来一定的统计学问题：样本大小偏差。我们希望估计真实的物种多样性，并降低小样本带来的偏差影响。这一问题将影响到所有测量物种多样性与物种密度的多个方面。

在某个研究区域内，随着时间的推移，加入数据库的数据增加，得到的累积曲线只能反映这部分增大的样本。基于这一数据得到的 SPAR 在对数标尺下是呈线性的（Rosenzweig 1995）。同样，来自一个物种数接近 100%完整度的区域的 SPAR 也是对数线性的。然而，当这两个过程组合作用来决定一个数据集时，其结果在对数标尺下则不是线性的。其物种多样性 log$S$ 在小样本区间内将快速增长，这是由于 log$S$ 同时反映两种信号。随着样本大小的增加，偏差下降，只留下在该区域内多样性实际增加的信号。我们需要尽可能去除样本大小的信号，以获得真实的 SPAR 和潜在的物种密度 C。

20.5 降低偏差

Fisher 等（1943）第一次提出了样本大小偏差问题。他们的解决方案是引入一个关于独立于样本大小的物种数量的指数（Fisher α）。然而，Fisher α 并不估计物种数本身。它仍然是有效的普查工具，特别是发现数据的趋势，但它并没有提供解释标准。

自 Fisher 之后，许多生物学家和生物统计学家开始研究样本大小问题（事实上是假设各生物在样地出现是相互独立的（Efron & Thisted，1976）。解决这一问题的一种办法称为稀疏化，就是通过给所有结果设置相同的偏差（第 4 章）。简单地说，稀疏化通过从大样本中剔除部分数据减少可比较的数据，直到所有样本均具有相同的偏差。因此，稀疏化并不大幅减少样本大小偏差。此外，比较的是样本中缺乏数据的部分，这部分的属性主要反映包含偏差的信息，而与物种多样性信息关系不大。

主要通过两种不同的途径来消除偏差。一些研究人员基于外推 S 渐近线的估计量，而另一些则基于估算稀有种的频率。

20.5.1 外推法

随着样本大小的增加，观察到的物种数量单调上升并趋近渐近线。这种现象就是累积曲线本身。上凸曲线和渐近线（平台期）就是真实的物种数。外推法通

过从累积曲线的已知部分，由适合的方程拟合，估计平台期的物种多样性。在不考虑回归系数的情况下，Rosenzweig（2003）提出拟合方程的最低要求：

- 必须穿过点（1，1），因为一个物种最少有一个个体；
- 所有样本大小对面积求导的一阶导数为正；
- 所有样本大小对面积求导的二阶导数为负；
- 为上升渐近线。

（1）Michaelis-Menten 外推法

Holdridge 等（1971）首次建议使用外推法。他们发现了 Michaelis-Menten 公式与物种多样性累积曲线的相似性。Holdridge 对数据进行了拟合，并发现拟合效果很好。Michaelis-Menten 公式在生态学中还有其他名称，但它们的参数都可以导出 Michaelis-Menten 形式的方程：

$$y=kx/(h+x)$$

为了估计物种多样性，Michaelis-Menten 公式可写成：

$$S_O=SN/(h+N)$$

式中，S 为真实物种数量，S_O为观测物种数量，N 为样本大小（我们的例子中为NP），h 为半饱和常数。

除了不穿过点（1，1）外，Michaelis-Menten 方程满足外推公式的其他所有准则。我们还是将 Michaelis-Menten 公式纳入我们的分析方法。当数据矩阵中的多度数据转化为 0-1 数据（弗吉尼亚植物物种数据）形式时，Michaelis-Menten 公式显得非常有效（Rosenzweig et al. 2003）。

（2）另一种外推法

以下是另一种满足所有标准的外推公式：

$$S_O = S \wedge [1 - N^{-f(N)}] \tag{20.1}$$

式中，$f(N)$ 是 N（我们的例子中为 NP）的任意无限的正单调递增函数。当 N 无限递增时，方程 20.1 将收敛于 S。换句话说，方程 20.1 的渐近线就是 S，即该系统的真实物种多样性。

我们使用了两个函数 $f(N)$，它们代入方程 20.1 产生两个外推估计参数，F3 和 F5：F3 使用 $f(N)=q\ln N$，F5 使用 $f(N)=qN^q$。

与 Michaelis-Menten 一样，根据第一法则推导出的 F3 和 F5 不具实际意义。它们只是提供了一个具有相关性质的公式，与 Michaelis-Menten 不同的是它们穿过点（1,1）。

20.5.2 基于稀有种频率的估计量

这类方法的估计是通过观测累积的物种多样性和每个物种分布点的数量。Burnham 和 Overton（1979）利用折刀法进行估计。他们开发了 5 阶折刀法，但他

们不建议 1 阶法。相反，他们主张计算所有 5 阶，选择其中一些满足统计标准的。我们采纳了他们的建议。

Chao 及其同事引入了另外一组估计量（Chao 1984；Chao & Lee 1992；Chao et al. 1996）。前两个已被最新的取代了。我们采用基于覆盖度的物种估计量（ICE），但这不意味着它是最佳选择。它只是能较好切合我们数据的需要，让我们可以展示 Chao 估计量的拟合效果，该指数使用起来最方便。

以上估计量都有相同的目的，即估计特定采样条件下一个完整样本中的物种数。外推法还包括未采样的生境（如果采样是经过精心设计的）（Rosenzweig et al. 2003）。

如同读者将要看到的，我们使用这些偏差消除工具改善了 C 的估计准确性。然而，我们不打算对此盖棺定论。毫无疑问，此类计算还有很大的改进空间。我们曾想了解在实际情况中如何开始物种密度测量的工作。我们相信将来会出现更好的降低偏差的算法，符合我们提出的研究框架。

20.6 降低偏差的应用

使用 WS2M（Turner et al. 2000），我们获得了 5 个重叠数据集的偏差降低的 SPAR（表 20.2）。其中三个数据集是在此之前已分析过的。来自两个生态区的第四与第五个数据集包括了更多的采样点：阿巴拉契亚中部森林和山麓。最大的数据集已经包括了生态区域数据，大部分来自 $400m^2$ 和 $1000m^2$ 的样方。根据生态区域的分组必须避免任何 z 值的异质性，在不同生态区域可能伴随植物关联模式。

表 20.2 利用偏差消除估计值获得的弗吉尼亚州植物数据的 z 值、物种密度（C 值）和 R^2 值

z 值	所有样地	$400m^2$	$1000m^2$	CAF	Piedmont
Raw	0.342	0.344	0.503	0.350	0.379
ICE	0.248	0.243	0.357	0.229	0.201
B&O	0.303	0.283	0.503	0.299	0.297
F3	0.265	0.260	0.348	0.258	0.299
F5	0.218	0.210	0.248	0.204	0.257
MM	0.215	0.207	0.217	0.198	0.227
log$C$	所有样地	$400m^2$	$1000m^2$	CAF	Piedmont
Raw	2.06	2.04	1.92	1.98	1.93
ICE	2.44	2.43	2.34	2.41	2.41
B&O	2.34	2.36	2.16	2.28	2.24
F3	2.35	2.34	2.3	2.29	2.19
F5	2.48	2.48	2.49	2.43	2.28
MM	2.43	2.42	2.47	2.39	2.29

续表

R^2	所有样地	$400m^2$	$1000m^2$	CAF	Piedmont
Raw	0.962	0.961	0.983	0.959	0.974
ICE	0.912	0.894	0.717	0.987	0.937
B&O	0.927	0.900	0.872	0.903	0.817
F3	0.986	0.985	0.995	0.984	0.988
F5	0.998	0.998	0.999	0.998	0.991
MM	1.000	0.999	0.994	0.998	0.998

注：Raw 表示没有偏差消除产生次行结果。CAF 是来自阿巴拉契亚中部森林的 444 个采样地。其余缩写详见正文。偏差消除削弱了 SPAR 的曲率与 z 值，增加了所估计的物种密度。

表 20.2 揭示了一些可靠的结论。首先，通过降低偏差消除了大部分的偏离。事实上，F5 和 Michaelis-Menten 产生的 R^2 值是较高的，大部分为 0.998 以上，最低为 0.991。图 20.4（a）和图 20.4（c）显示 10 种情况中的两种，图 20.4（b）与图 20.4（d）显示了两种没有很好地消除非线性的情况。

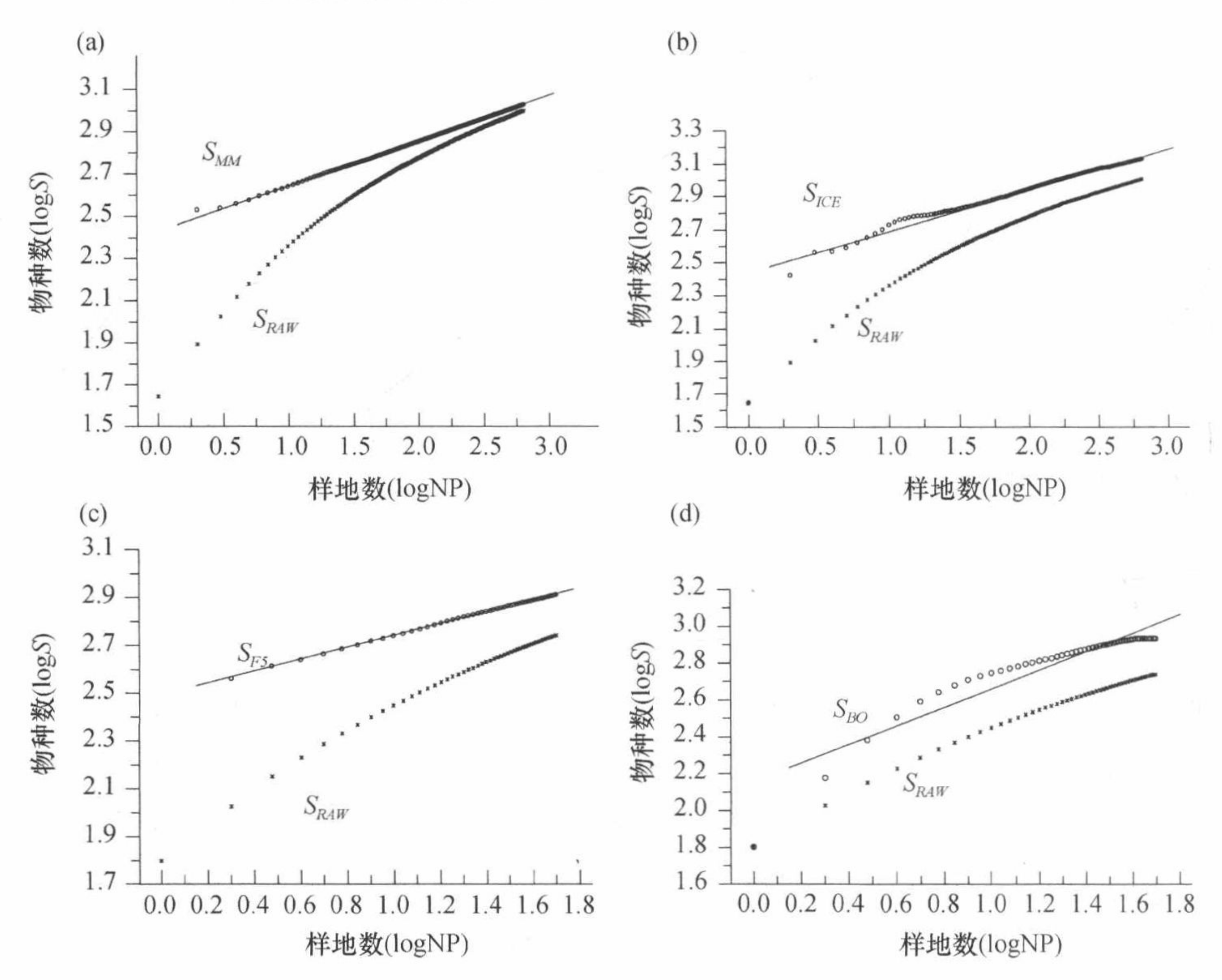


图 20.4　原始 SPAR 的样本大小偏差被消除，大部分曲率被移除。（a）和（b）共 652 个样地。（c）和（d）仅包括 50 个 $1000m^2$ 的样地。（a）Michaelis-Menten 公式修正。（b）Chao ICE 修正。（c）F5 公式修正。（d）Burnham 与 Overton 的折刀法修正。每个图中都与原始累积曲线进行比较。

相比 5 种未校正的 SPAR，z 值的一致减少同样是可靠的。只有 Burnham 与 Overton 的折刀法（0.503）估计值与原始 SPAR 一样大，但仅限 $1000m^2$ 的样地。此外，F5 与 Michaelis-Menten（0.198–0.257）产生的 z 值非常相似，也与生态学家期望的大陆区域 Chao 式样本的 z 值相似。0-1 数据矩阵对于生成生态区域内的 z 估计值是非常有帮助的。

F5 与 Michaelis-Menten 产生的 $\log C$ 值同样非常相似。我们有理由认为阿巴拉契亚中部森林植物物种密度为：257 种/(单位样地面积)$^{0.2}$（注：$257=10^{2.41}$）。

20.7　在整个弗吉尼亚州的尺度上验证我们的结果

我们首先确定一个 NP 单位的面积，整个弗吉尼亚州面积为 110 785km^2，数据集上样地平均面积为 442.1m^2，所以 110 785 000/442.1=262 470 为整个州的样地单元数[①]。对于整个州面积下所有样地的 Michaelis-Menten 外推法估算为

$$\log S=2.43+0.125\log=3.595$$

所以 S=3936 种植物

根据 F5 外推估算，我们得到：

$$\log S=2.48+0.218\log 262470=3.66$$

所以 S=4585 种植物

弗吉尼亚州已知植物物种数为 4205。无论是 F5 外推法（4585 种）还是 Michaelis-Menten 外推法（4946 种）与真实值都相差甚远。我们注意到，如果我们使用平均系数（2.455 和 0.2165），结果为 4248 个种类，与真实的 4205 只相差 1%。

简而言之，使用外推估算的方法也很成功，即使需要面对三个方面的限制：

- 无多度数据；
- 完全不同的样地面积大小；
- 7 个生态区域中有 5 个样本量不足。

20.8　为什么重视物种密度

20.8.1　物种密度作为环境指标

决策者需要一种高效可靠的方法随时为环境把脉，为此需要一套简练的环境指标。这些指标与经济指标不完全相关，但指标数量相似（10 个左右）；总体相似，不需要详细列举细节，能够反映一个国家的总体环境状况。物种密度成为切

① 译者注：英文原著中因量纲的不同少了 3 个零，后续计算结果需要纠正。

实可行的环境指示指标，被决策者使用。

美国国家科学研究委员会（NRC）的一个下属机构在 20 世纪 90 年代便开展了此项工作，很快发表了环境指标名录、选择理由及对国家科学研究委员会接纳此类指标的建议。但国家科学研究委员会并不满足于此。此后，Heinz 中心承担了一个类似的项目，与国家科学研究委员会不同，Heinz 中心采纳了建议并开始发表大家期待的全国环境现状报告（The H. John Heinz III Center for Science 2008）。与全国环境专业人士进行长达一个世纪的合作后，Heinz 中心发表的环境指标目录约为国家科学研究委员会环境指标目录的 10 倍，他们的报告内容充实，数据丰富，比国家科学研究委员会预想的要复杂得多。尽管有很多环境指标重叠，但它们在处理方式和生物多样性相关报告等方面却有着本质的不同。

国家科学研究委员会的环境指标包括两部分，它们基于物种密度，采用了与我们相同的物种密度定义，然后与一个标准进行比较。这个标准是在自然景观区域中由具体分类单元的 SPAR 所揭示的物种密度。国家科学研究委员会的做法就是在生态区域未开发生境内（自然条件）估计某个特殊类群的 C 值，然后在开发过的土地上做相同的估计。p 表示原始生境，i 表示经过开发的土地。对本地物种密度使用国家科学研究委员会的环境指标。对于未开发的生境 C，C_p 则为本地物种密度的期望值。对于开发过的生境 C，C_i 则为本地物种密度的观测值。国家科学研究委员会的环境指标表示为 C_i/C_p。

因此，国家科学研究委员会的多样性-密度指标探索了新的领域。这导致在实施过程中产生了新的问题。使得专业人士不能非常清楚地了解如何测量其中的每个成分，如何将它们组合起来并解释它们。此外，在国家科学研究委员会出版的报告中，最重要的环境指标的主要计算公式中存在严重的印刷错误，这一错误让这个指标不仅仅与环境状况无关，甚至无法计算。尽管这一错误在之后发表的期刊中得到了更正（Rosenzweig 2004），但依旧没有解决其在实施过程中的问题。本章试图回答如何计算多样性密度，需要收集什么数据，这些数据有什么问题，以及如何处理这些数据等。

读者可能会问，对于一个环境指标需要付诸如此大的努力是否值得，答案是肯定的。我们认为理由如下。

• 选定一个环境指标并没有什么固有困难，相反，它依赖一个生态学上最熟悉的规则之一：面积越大，物种也越多。因此，初步熟悉之后将越来越专业、娴熟。

• 目前软件已经可以支持环境指标的实际计算。

• 这些环境指标与英国、澳大利亚、加拿大、新西兰、瑞典及美国使用的河流无脊椎动物预测与分类系统（RIVPACS）相近，但是 RIVPACS 需要更多的工作，并且到目前为止仅在淡水栖息地使用。相反，国家科学研究委员会提出的环

境指标可以适用于任何一类生境。

RIVPACS 多样性指数与国家科学研究委员会提出的环境指标类似，因为 RIVPACS 多样性指数也是一种比例，在某一生境发现的物种数量与此地物种数期望值的比例。也就是说，观测值与期望值的比值 O/E。国家科学研究委员会的环境指标也使用这一概念。

然而，RIVPACS 在确定期望值 E 时，需要对每个物种的生境分布做详细的调查。这是一项艰苦的工作，需要专家参与，涉及生境变量的测量，根据生境变量对每个物种的生境分布进行独立分析。相比之下，国家科学研究委员会的环境指标则依赖于一个更简单的算法，即物种与面积的关系。

20.8.2　物种密度作为研究主题

包括生态学家在内，大家都喜欢做比较，从而能自信地表达诸如生态区域 A 的蝴蝶物种密度高于生态区域 B 等观点，这确实可以让一些人感到高兴。如果得出这样的结论，在生态区域 X 的人类活动方式改变增加了鸟类的物种密度，将使更多人感到高兴。

通过一种方法估计 C，将激励我们寻找不同类群之间，不同生物地理范围之间，以及不同生态区域之间 C 的模式差异。我们已经明白，C 的变化比 z 更大。我们可以确信，新热带区的甲虫多样性要高于新西兰，但采用新的定量工具后，我们可以得出更加精练和有趣的答案。一个地区的干旱程度、生产力或环境特性是如何影响 C 值的？什么样的特征会导致一个类群具有不寻常的 C 值？在不同的生物地理区域上，C 值的表现相似吗？如果我们发现这些模式存在，难道我们不会被启发并去揭示其中的机制吗？C 值计算开启了宏观生态调查崭新的一页。

20.9　要点

1）考虑 SPAR（物种-面积曲线）的曲率，物种密度 C 定义为 $C=S/A^z$，S 为物种数量，A 为采样面积，z 为 SPAR 的曲率。

2）所有基于单个 SPAR 的 S 值都有相同的 C 值。

3）从原始物种数量推导而来的 SPAR 反映两个信息：样本-面积偏差负值和随着 A 增加而真实增加的 S。

4）如果减少偏差依赖于 S 到渐近线的外推，那么降低偏差会使 SPAR（的曲线）变直。

5）变直后的 SPAR 将对一个区域的总 S 产生合理的估计，这个面积可大大超过 SPAR 数据获得的面积。

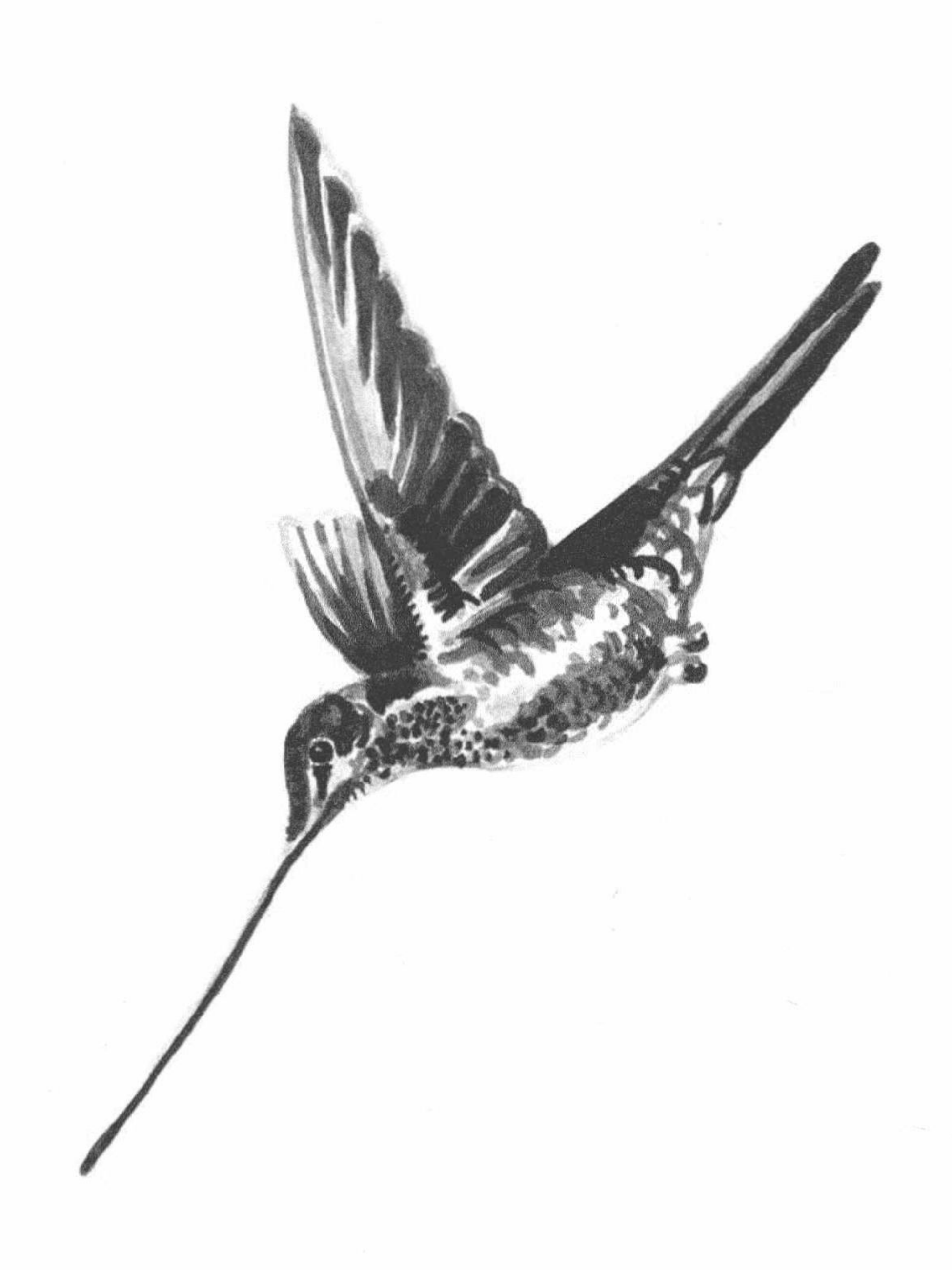
6）C 是一个非常有用的指示环境质量的指标，具有重要的研究价值。

致谢

感谢弗吉尼亚自然遗产项目的资助，感谢弗吉尼亚保护和游憩管理局自然遗产处提供数据备份，并允许我们使用这些数据。感谢 H. John Heinz III 中心的观测和研究项目组主任 Anne Marsh 在样地定位和调查方面的帮助。感谢 H. John Heinz III 中心在数据分析上的帮助。最后，还要感谢可持续性基础设施 SERDP/ESTCP 项目经理 John Hall，以及美国亚利桑那大学自然资源学院的 Brian McGill 对稿件给予的有效评价。

第六部分

结　　论



第21章

总结与展望

Brian J. McGill, Anne E. Magurran

一个社会的定义，不仅取决于它创造了什么，还取决于它拒绝破坏什么。

——John Sawhill（前自然保护协会主席/CEO）

正如序与第1章所述，生物多样性的测量已经是非常紧迫、非常重要的工作。多样性正在以比“自然”灭绝高多个数量级的速度在消失（Millenium Ecosystem Assessment 2005）。人们已充分意识到这一问题，并团结一致，制定目标致力于防止生物多样性丧失[联合国《生物多样性公约》（CBD）http://www.cbd.int/convention/convention.shtml]。CBD指明了需要测量生物多样性，但没有具体说明如何测量。这大概是生态学家的工作，包括阅读本书的学者。

一个CBD没有提及但本书提供了证据的问题是，测量生物多样性是一个活跃的研究领域，它不是一个静态的方法，这很容易理解。本书作者之一A.E. Magurran在她2004年出版的*Measuring Biological Diversity*[①]一书中的5个核心章节都描述了野外生物多样性的测量方法，并预测了调查生物多样性的方法，包括β多样性、功能多样性、系统多样性和遗传多样性，将进一步快速发展。本书对于测量生物多样性，与前一本书相比有一些不同的目的和读者群，但证实了这些预测。相比之下，本书有14个核心章节，另外5章涉及具体应用。附加章节还包括一些已预见和还没有预见的问题。在本书中，我们梳理了最近生物多样性研究中以下几个重要的趋势。

1）集成框架：解决生物多样性测量方法暴发式增加的办法之一就是找到它们之间的数学基础，将这些方法紧密联系起来。例如，Hill数（Hill 1973）的使用，并与许多多样性指数和多样性分解相结合（在第6章已得到详尽描述和扩展）就

① 译者注：中译本《生物多样性测度》已由科学出版社出版（张峰主译，2011年）。

是一个很好的例子。Maurer 和 McGill 在第 5 章描述均匀度信息与方差的方法则是另一个很好的例子。

2）特殊情况：不可忽视的是，生命谱系树上庞大的多样性本身代表一种挑战。不同类群的有机体或多或少服从野外调查的标准范式，调查是人眼对群落的观测，群落是在空间与时间上明确定义的对象。不同的分类群和计数条件则需要采用修正后的方法（第 16 章和第 19 章）。

3）统计方法：对数据的意识在增强，即使是来自对传统生物类群（如鸟类、树木、鱼）的传统生物普查数据也都不是“真实值”，而是一个近似值，需要适当的统计处理（第 2～4 章、第 9 章和第 10 章）。

4）空间/时间问题：生物多样性随时间与空间变化。这是生物多样性最吸引人的地方。量化生物多样性并将其纳入一定的时空框架内显得越来越重要。这与在生态学中空间概念的重要性增加相一致，我们开始考虑这种情况：系统不是封闭的（Magurran & Henderson 2003；McGill 2003a；Zillio & Condit 2007），将研究样点孤立对待是错误的。相应地，不断增长的生物多样性研究正在探讨不同时间和地点的生物多样性之间的关系（第 7 章、第 11 章、第 12 章、第 20 章）。

5）比较方法：我们认为，许多生物多样性的测量方法在含义上不是绝对的（Simpson 指数为 0.75 意味着什么），而是只在比较下才显得有意义（如干扰样地有较低均匀度）（第 9 章）。Kempton 和 Taylor（1974）给我们提供了一个简单的统计工具，是用来识别最大分辨率的方法，Gray（1979）将其应用在几十年前的问题上，但这个工具的引用一直很慢。我们开始发现使用生物多样性指数进行比较逐渐成为一种趋势，这将使它们更具应用前景（第 9 章、第 10 章、第 17 章和第 18 章）。

6）不以物种为中心的测量指数：物种多度与分布的研究是生态学的基础（Krebs 1972；Andrewartha & Birch 1984），但是这种方法的局限性日益显现（Lawton 1999），生态学家不断地寻找其他有意义的、不以物种为中心的生物多样性评价方法（Webb et al. 2002；McGill et al. 2006b）。这种差别隐含在本书中，多个非物种为中心的测量方法正逐渐显露（第 13 章、第 14 章和第 15 章）。

7）继续重视基本测量方法并加强教育：由于生物多样性的社会重要性，生态学家不应该因为有了复杂方法而失去生物多样性的最基本和直观的想法。具体而言，我们必须不断强调和传授合理地使用生物多样性的基本性质，包括物种丰富度（第 4 章）和稀有物种的存在（第 8 章）。

8）基于过程的方法：我们还没有看到但有希望看到的一种趋势是，生物多样性的控制过程和测量生物多样性的指标之间更深入的联系。本书所提到的指数在本质上几乎都是描述性的，如果它们与任何过程相结合，那么将是过于简化的零

过程，如泊松空间随机性（第 11 章和第 12 章）。生物多样性中独特的方面，如空间 β 多样性、物种多度分布，以及物种-面积关系正在形成统一的定量化预测理论（Hubbell 2001；Harte 2008；Morlan et al. 2008；McGill 2010）。这表明在这些模型中可能存在关键参数，它们曾经被归为一种测量指数，并在更为基础的意义上提供测量指数。我们希望能够识别这类指数。

与上一本《生物多样性测度》相比，回顾上述 8 个趋势，注意到本书描述了超过 100 个生物多样性指数，使得测量生物多样性的工具包不可避免地变得庞大、精细及复杂。甚至它还会继续变得更为庞大、更加精细和更加复杂。庞大就一定很好吗？答案是：视情况而定。这取决于至少三个因素，分别在接下来的三个段落中介绍。

一方面，随着生物多样性研究领域的成熟，测量生物多样性的能力将变得更加精细和微妙，这是自然的，也是好的。《生物多样性公约》对生物多样性进行了广泛的定义："生物的多样性"是指所有来源的生物体间的变异性，包括陆地、海洋和其他淡水生态系统，以及生物体所涉及的其他生态系统；包括物种内、物种间及生态系统间的多样性。这将非常奇怪，如果科学家用一个比政客还要简单的方法描述生物多样性，那么将无法测量生物多样性的所有方面并描述其细微差别。此外，在生物多样性测量上的细微差别，允许选择不同的适合解决特定问题的方法。例如，相比物种丰富度，生物多样性对生态系统功能的影响可能与功能多样性的测量方法更为相关（Tilman et al. 1997b），但能够成功地应对长期变化的能力，可能更取决于遗传多样性和系统发育多样性。

另一方面，测量生物多样性的方法变得更庞大更复杂，这并不是一件好事。具体地说，如果没有修剪、没有舍弃及剔除失败的尝试，那么可以肯定地说，目前测量生物多样性的复杂体系是不应该存在的。例如，在物种多度分布方面，MacArthur（1957）提出断棍模型（broken-stick model）并在 1960 年的出版物中明确说明，他本人认为该模型是一个失败的尝试，不应得到进一步关注。然而，该模型的研究仍然在继续（Wilson 1993），并被纳入基础教科书（Morin 1999; Begon et al. 2006）。同样，有不少作者试图比较不同方法的相对性能，特别是测量均匀度的相对性能（Smith & Wilson 1996），但一些性能不佳的测量方法依然被普遍使用。似乎不可避免地得到这样的结论，即生态学家还没有做好简化工作。本书的许多章节都对不同方法和测量指数进行了严格的比较和分析，并提出了具体建议，哪些方法应该使用，哪些方法应该放弃。

上述两个"取决于"的限制条件是科学在传统上的"扬弃"，不断地拓展前沿领域，同时通过识别有效和无效的思想来展示进步。然而，无论是好是坏，生态学家在测量生物多样性方面的努力不完全局限于自然科学。如何测量生物多样性与生物多样性的哪一方面更重要，有关这些问题的社会关注与政策上的争论比比

皆是。鉴于此，我们必须避免学者常犯的一些错误，一些科学家容易陶醉于解决复杂和细微问题的能力。我们必须清楚无误地认识到，尽管内部争论持续存在，复杂性不断增加，生物多样性必须要有一个清晰和有意义的概念。如今，我们可以明确地陈述一个事实，生物多样性正在以史无前例的速度下降（Millennium Ecosystem Assessment 2005），有些地方的生物多样性高于其他地方（Pianka 1989; Reid 1998），有些地方维持其生物多样性的政策和管理上比其他地方做得要好（Bawa & Seidler 1998；Tscharntke et al. 2005），生物多样性对于社会是有益的（Daily et al. 1997；Loreau et al. 2002）。本书的概述（第 1 章）类比了盲人试图了解大象的过程，并得到一个复杂和多层面的正确答案。但与此同时，房间里的人似乎不太可能没有意识到，一个巨大的令人印象深刻的事物也在房间里！当整个社会的目光都集中于我们身上时，我们必须具备多方面但不丢失主线的能力，在探索生物多样性测度的道路上继续前进。

总之，除了上述 8 个具体研究议题，未来的生物多样性研究需要遵循更广的原则：①继续完善我们测定生物多样性的不同方面的能力；②及时剔除错误的观点；③持续向公众发布生物多样性现状和测量结果。

本书为测量生物多样性的前沿工作提供了一个易于理解的详细介绍。我们希望读者如同我们一样，发现这个旅程是鼓舞人心和令人激动的。正如本书以达尔文的《物种起源》开篇一样，我们仍以其来结尾。我们特别引用他的最后一句话，这句话告诉我们，地球上多种多样的生物能够使我们内心产生敬畏之情，对生物多样性的科学理解是否增强或减弱了这种敬畏，值得深思。尽管达尔文讲的是对进化的认识，但我们认为他的结论同样适用于对生物多样性测量的认识。

> 生命世界宏伟壮丽，在这个世界巨大的能量之下，最初的生命被创造成一个或几个种类。与此同时，在固有的引力定律作用下地球周而复始，如此美丽、神奇的无尽世界形成于一个简单的开端，它们仍在进化之中。

参考文献

Abbot, I. (1983) The meaning of z in species/area regression and the study of species turnover in island biogeography. Oikos, 41, 385-390.

Abella, P., Bilton, N. D., Millan, A., Sanchez-Fernandez, D., & Ramsay, P. M. (2006) Can taxonomic distinctness assess anthropogenic impacts in inland waters: a case study from a Mediterranean river basin. Freshwater Biology, 51, 1744-1756.

Abrams, P. A. (2001) A world without competition. Nature, 412, 858-859.

Adler, P. B. (2004) Neutral models fail to reproduce observed species-area and species-time relationships in Kansas grasslands. Ecology, 85, 1265-1272.

Adler, P. B. & Lauenroth, W. K. (2003) The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. Ecology Letters, 6, 749-756.

Adler, P. B., White, E. P., Lauenroth, W. K., Kaufman, D. M., Rassweiler, A., & Rusak, J. A. (2005) Evidence for a general species-time-area relationship. Ecology, 86, 2032-2039.

Agosti, D., Majer, J., Alonso, E., & Schultz, T. R. (eds) (2000) Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Akaike, H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. International Symposium on Information Theory, 2, 267-281.

Akçakaya, H. R., Radeloff, V. C., Mladenoff, D. J., & He, H. S. (2004) Integrating landscape and metapopulation modeling approaches: viability of the sharp-tailed grouse in a dynamic landscape. Conservation Biology, 18, 526-537.

Albrecht, M., Duelli, P., Schmidm, B., & Muller, C. B. (2007) Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. Journal of Animal Ecology, 76, 1015-1025.

Alfaro, M. E., Santini, F., Brock, C., Alamillo, H., Dornburg, A., Rabosky, D. L., Carnevale, G., & Harmon, L. J. (2009) Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106, 13410-13414.

Alldredge, M. W., Pollock, K. H., Simons, T. R., & Shriner, S. A. (2007) Multiple-species analysis of point count data: a more parsimonious modelling framework. Journal of Applied Ecology, 44, 281-290.

Allen, A. P. & White, E. P. (2003) Effects of range size on species-area relationships. Evolutionary Ecology Research, 5, 493-499.

Allen, B., Kon, M., & Bar-Yam, Y. (2009) A new phylogenetic diversity measure generalizing the Shannon index and its application to phyllostomid bats. The American Naturalist, 174, 236-243.

Alonso, D. & McKane, A. J. (2004) Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity. Ecology Letters, 7, 901-910.

Alroy, J. (1992) Conjunction among taxonomic distributions and the Miocene mammalian biochronology of the Great Plains. Paleobiology, 18, 326-343.

Alroy, J. (1994) Appearance event ordination: a new biochronologic method. Paleobiology, 20, 191-207.

Alroy, J. (1996) Constant extinction, constrained diversification, and uncoordinated stasis in North American mammals. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 127, 285-311.

Alroy, J. (2000) New methods for quantifying macroevolutionary patterns and processes. Paleobiology, 26, 707-733.

Alroy, J., Marshall, C. R., Bambach, R. K., Bezusko, K., Foote, M., Fürsich, F. T., Hansen, T. A., Holland, S. M., Ivany, L. C., Jablonski, D., Jacobs, D. K., Jones, D. C., Kosnik, M. A., Lidgard, S., Low, S., Miller, A. I., NovackGottshall, P. M., Olszewski, T. D., Patzkowsky, M. E., Raup, D. M., Roy, K., John, J., Sepkoski, J., Sommers, M. G., Wagner, P. J., & Webber, A. (2001) Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 98, 6261-6266.

Alroy, J., Aberhan, M., Bottjer, D. J., Foote, M., Fürsich, F. T., Harries, P. J., Hendy, A. J. W., Holland, S. M., Ivany, L. C., Kiessling, W., Kosnik, M. A., Marshall, C. R., McGowan, A. J., Miller, A. I., Olszewski, T. D., Patzkowsky, M. E., Peters, S. E., Villier, L., Wagner, P. J., Bonuso, N., Borkow, P. S., Brenneis, B., Clapham, M. E., Fall, L. M., Ferguson, C. A., Hanson, V. L., Krug, A. Z., Layou, K. M., Leckey, E. H., Nürnberg, S., Powers, C. M., Sessa, J. A., Simpson, C., Tomasovych, A., & Visaggi, C. C. (2008) Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. Science, 321, 97-100.

Altermatt, F., Baumeyer, A., & Ebert, D. (2009) Experimental evidence for male biased flight-to-light behavior in two moth species. Entomologia experimentalis et applicata, 130, 259-265.

Altschul, S. F. & Lipman, D. J. (1990) Equal animals. Nature, 348, 493-494.

Alvarez, L. W., Alvarez, W., Asaro, F., & Michel H. V. (1980) Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. Science, 208, 1095-1108.

Amann, R. I., Ludwig, W., & Schleifer, K. H. (1995) Phylogenetic identification and in-situ detection of individual microbial-cells without cultivation. Microbiological Reviews, 59, 143-169.

Amaro, A. M., Chamorro, D., Seeger, M., Arredondo, R., Peirano, I., & Jerez, C. A. (1991) Effect of external pH perturbations on *in vivo* protein-synthesis by the acidophilic bacterium thiobacillus-ferrooxidans. Journal of Bacteriology, 173, 910-915.

Anderson, S. (1977) Geographic ranges of North American terrestrial mammals. American Museum Novitates, 2629, 1-15.

Anderson, N. H. & Sedell, J. R. (1979) Detritus processing by macroinvertebrates. Annual Review of Entomology, 24, 351-357.

Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., & McArdle, B. H. (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. Ecology Letters, 9, 683-693.

Andrewartha, H. G. & Birch, L. C. (1954) The Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago.

Andrewartha, H. G. & Birch, L. C. (1984) The Ecological Web: More on the Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago.

Angilletta, M. J. (2009) Thermal Adaptation. A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford University Press, Oxford.

Anonymous. (1999) The World at Six Billion. United Nations Population Division, New York.

Anscombe, F. J. (1950) Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. Biometrika, 37, 358-382.

Anselin, L. (1995) Local indicators of spatial association LISA. Geographical Analysis, 27, 93-115.

Ansorge, W. J. (2009) Next-generation DNA sequencing techniques. New Biotechnology, 25, 195-203.

Anthony, K. R. N., Hoogenboom, M.O., Maynard, J. A., Grottoli, A. G., & Middlebrook, R. (2009) Energetics approach to predicting mortality risk from environmental stress: a case study of coral bleaching. Functional Ecology, 23, 539-550.

Arita, H. T., Christen, J. A, Rodríguez, P., & Soberón, J. (2008) Species diversity and distribution in presence absence matrices: mathematical relationships and biological implications. The American Naturalist, 172, 519-532.

Arntz, W. E. & Rumohr, H. (1982) An experimental study of macrobenthic colonization and succession, and the importance of seasonal variation in temperate latitudes. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 64, 17-46.

Barker, G. M. (2002) Phylogenetic diversity: a quantitative framework for measurement of priority and achievement in biodiversity conservation. Biological Journal of the Linnean Society, 76, 165-194.

Baselga, A., Jiménez-Valverde, A., & Niccolini, G. (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. Biology Letters, 3, 642-645.

Bawa K. S. & Seidler R. (1998) Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. Conservation Biology, 12, 46-55.

Bayley P. B. & Herendeen R. A. (2000) The efficiency of a seine net. Transactions of the American Fisheries Society, 129, 901-923.

Bazzaz, F. A. (1975) Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. Ecology, 56, 485-488.

Beals, E. W. (1984) Bray-Curtis ordination: An effective strategy for analysis of multivariate ecological data. Advances in Ecological Research, 15, 1-55.

Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (2006) Ecology: From Individuals to Ecosystems, 4th edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Beja, O., Spudich, E. N., Spudich, J. L., Leclerc, M., & DeLong, E. F. (2001) Proteorhodopsin phototrophy in the ocean. Nature, 411, 786-789.

Bell, G. (2000) The distribution of abundance in neutral communities. The American Naturalist, 155, 606-617.

Bell, G. (2001) Neutral macroecology. Science, 293, 2413-2418.

Bell, G. (2003) The interpretation of biological surveys. Proceedings of the Royal Society London, 270, 2531-2542.

Bender, E. A., Case, T. J., & Gilpin, M. E. (1984) Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. Ecology, 65, 1-13.

Ben-Moshe, A., Dayan, T., & Simberloff, D. (2001) Convergence in morphological patterns and community organization between Old and New World rodent guilds. The American Naturalist, 158, 484-495.

Bent, S. J., Pierson, J. D., & Forney, L. J. (2007) Measuring species richness based on microbial community fingerprints: The emperor has no clothes. Applied and Environmental Microbiology, 73, 2399-2399.

Berger, W. H. & Parker, F. L. (1970) Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments. Science, 168, 1345.

Bersier, L. F. & Sugihara, G. (1997) Species abundance patterns: the problem of testing stochastic abundance models. Journal of Animal Ecology, 66, 179-774.

Bettoli, P. W. & Maceina, M. J. (1996) Sampling with toxicants. In: Fisheries Techniques, Murphy, B. R. & Willis, D. W. (eds). American Fisheries Society Bethesda, MD, pp. 303-333.

Bhaya, D., Grossman, A. R., Steunou, A.-S., Khuri, N., Cohan, F. M., Hamamura, N., Melendrez, M. C., Bateson, M. M., Ward, D. M., & Heidelberg, J. F. (2007) Population level functional diversity in a microbial community revealed by comparative genomic and metagenomic analyses. The ISME Journal, 1, 703-713.

Bianchi, G., Gislason, H., Graham, K., Hill, L., Jin, X., Koranteng, K., Manickchand-Heileman, S., Paya, I., Sainsbury, K., Sanchez, F., & Zwanenburg, K. (2000) Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. ICES Journal of Marine Science, 57, 558-571.

Bianchi, F., Booij, C. J. H., & Tscharntke, T. (2006) Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. Proceedings of the Royal Society London B, 273, 1715-1727.

Bibby, C. J. (1999) Making the most of birds as environmental indicators. Ostrich, 70, 81-88.

Biggs, R., Carpenter, S. R., & Brock, W. A. (2009) Turning back from the brink: detecting an impending regime shift in time to avert it. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 106, 826-831.

Bivand, R. S., Pebesma, E. J., & Gómez-Rubio, V. (2008) Applied spatial data analysis with R. Springer, Düsseldorf.

Blackburn, T. M. & Gaston, K. J. (1998) Some methodological issues in macroecology. The American Naturalist, 151, 68-83.

Blackburn, T. M., Cassey, P., & Gaston, K. J. (2006) Variations on a theme: sources of heterogeneity in the form of the interspecific relationship between abundance and distribution. Journal of Animal Ecology, 75, 1426-1439.

Blake, J. & Loiselle, B. (2000) Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. The Auk, 117, 663-686.

Blaxter, M., Mann, J., Chapman, T., Thomas, F., Whitton, C., Floyd, R., & Eyualem-Abebe (2005) Defining operational taxonomic units using DNA barcode data. Philosophical Transactions of the Royal Society London B, 360, 1935-1943.

Blow, M. J., Zhang, T., Woyke, T., Speller, C. F., Krivoshapkin, A., Yang, D. Y., Derevianko, A., & Rubin, E. M. (2008) Identification of ancient remains through genomic sequencing. Genome Research, 18, 1347-1353.

Bockstaller, C. & Girardin, P. (2003) How to validate environmental indicators. Agricultural Systems, 76, 639-653.

Boik, R. J. (2004) Commentary on: Why Likelihood? In: The Nature of Scientific Evidence: Statistical, Philisophical, and Empirical Considerations, Taper, M. L. & Lele, S. R. (eds). University of Chicago Press, Chicago, pp. 167-180.

Bonar, S. A. & Hubert, W. A. (2002) Standard sampling of inland fish: Benefits, challenges, and a call for action. Fisheries, 27, 10-16.

Bonar, S. A., Thomas, G. L., Thiesfeld, S. L., & Pauley, G. B. (1993) Effect of triploid grass carp on the aquatic macrophyte community of Devils Lake, Oregon. North American Journal of Fisheries Management, 13, 757-765.

Bonar, S. A., Divens, M., & Bolding, B. (1997) Methods for sampling the distribution and abundance of bull trout and Dolly Varden. Washington Department of Fish and Wildlife, Fish Management Program, Inland Fisheries Investigations, Resource Assessment Division, Olympia, WA.

Bonar, S. A., Hubert, W. A., & Willis, D. W. (2009a) The North American freshwater fish standard

sampling project: Improving fisheries communication. Fisheries, 34, 340-344.

Bonar, S. A., Hubert, W. A., & Willis, D. W. (2009b) Standard methods for sampling North American freshwater fishes. American Fisheries Society, Bethesda.

Bonham, C. D. (1989) Measurements for terrestrial vegetation. Wiley, New York. Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology, 5, 1045-1055.

Borchers, D. L., Buckland, S. T., & Zucchini, W. (2002) Estimating animal abundance: closed populations. Springer, London.

Borregaard, M. K. & Rahbek, C. (2006) Prevalence of intraspecific relationships between range size and abundance in Danish birds. Diversity & Distributions, 12, 417-422.

Boswell, M. T. & Patil, G. P. (1970) Chance mechanisms generating the negative binomial distribution. In: Random Counts in Scientific Work, Vol 1, Patil, G. P. (ed). Pennsylvania State, University Press, University Park, pp. 3-22.

Botta-Dukát, Z. (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. Journal of Vegetation Science, 16, 33-540.

Boulinier, T., Nichols, J., Sauer, J., Hines, J., & Pollock, K. (1998) Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. Ecology, 79, 1018-1028.

Bowring, S. A., Grotzinger, J. P., Isachsen, C. E., Knoll, A. H., Pelechaty, S. M., & Kolosov, P. (1993) Calibrating rates of early Cambrian evolution. Science, 261, 1293-1298.

Bray, J. R. & Curtis, J. T. (1957) An ordination for the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecological Monographs, 27, 325-349.

Brewer, A. & Williamson, M. (1994) A new relationship for rarefaction. Biodiversity and Conservation, 3, 373-379.

Brook, B., Sodhi, N., & Ng, P. (2003) Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. Nature, 424, 420-426.

Brose, U., Martinez, N. D., & Williams, R. J. (2003) Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. Ecology, 84, 2364-2377.

Brown, J. H. (1987) Variation in desert rodent guilds: patterns, processes, and scales. In: Organization of Communities: Past and Present, Gee, J. H. R. & Giller, P. S. (eds). Blackwell, London, pp. 185-203.

Brown, J. H. (1999) Macroecology: progress and prospect. Oikos, 87, 3-14.

Brown, J. H. & Kodric-Brown, A. (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology, 58, 445-449.

Brown, J. H. & West, G. B. (2000) Scaling in Biology. Oxford University Press, Oxford.

Brown, J. H., Mehlman, D. H., & Stevens, G. C. (1995) Spatial variation in abundance. Ecology, 76, 2028-2043.

Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L., & Thomas, L. (2001) Introduction to Distance Sampling. Oxford University Press, Oxford.

Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L., & Thomas, L. (2004) Advanced Distance Sampling. OUP, Oxford.

Buckland, S. T., Magurran, A. E., Green, R. E., & Fewster, R. M. (2005) Monitoring change in biodiversity through composite indices. Philosophical Transactions of the Royal London B, 360, 243-254.

Buckley, L. B. & Jetz, W. (2008) Linking global turnover of species and environments. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 105, 17836-17841.

Buckley-Beason, V. A., Johnson, W. E., Nash, W. G., Stanyon, R., Menninger, J.C., Driscoll, C. A.,

Howard, J., Bush, M., Page, J. E., Roelke, M. E., Stone, G., Martelli, P. P., Wen, C., Ling, L., Duraisingam, R. K., Lam, P. V., O'Brien, S. J. (2006) Molecular evidence for species-level distinctions in clouded leopards. Current Biology, 16, 2371-2376.

Bulla, L. (1994) An index of evenness and its associated diversity measure. Oikos, 70, 167-171.

Bulmer, M. G. (1974) Fitting Poisson Lognorrnal Distribution to species-abundance data. Biometrics, 30, 101-110.

Bunge, J., Epstein, S.S., & Peterson, D. G. (2006) Comment on 'Computational improvements reveal great bacterial diversity and high metal toxicity in soil'. Science, 313, 918.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (1998) Model Selection and Inference, a Practical Information-Theoretic Approach. Springer, New York.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002) Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, 2nd edn. Springer, New York.

Burnham, K. P. & Overton. W. S. (1979) Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. Ecology, 60, 927-936.

Bush, A. & Bambach, R. (2004) Did alpha diversity increase during the Phanerozoic Lifting the veils of taphonornic, latitudinal, and environmental biases in the study of paleocornrnunities. Journal of Geology, 112, 625-642.

Butler, B. J. & Chazdon, R. L. (1998) Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. Biotropica, 30, 214-222.

Buzas, M. A. & Hayek, L. -A. C. (1996) Biodiversity resolution: an integrated approach. Biodiversity Letters, 3, 40-43.

Buzas, M. A. & Hayek, L. -A. C. (1998) SHE Analysis for biofacies identification. Journal of Forarniniferal Research, 28, 233-239.

Buzas, M.A., Koch, C. F., Culver, S. J., & Sohl, N. F. (1982) On the distribution of species occurrence. Paleobiology, 8, 143-150.

Byrd, I. B. (1973) Horner Scott Swingle, 1902-1973. Wildlife Society Bulletin, 1, 157-159.

Cadotte, M. W., Cardinale, B. J., & Oakley, T. H. (2008) Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 105, 17012-17017.

Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., & Oakley, T. H. (2009) Using phylogenetic, functional, and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. PLoS One, 4, e5695.

Cadotte, M. W., Davies, T. J., Regetz, J., Kembel, S. W., Clevand, E., & Oakley, T. (2010) Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. Ecology Letters, 13(1), 96-105.

Carn, E., Nichols, J., Hines, J., Sauer, J., Alpizar-Jara, R., & Flather, C. (2002) Disentangling sampling and ecological explanations underlying species-area relationships. Ecology, 83, 1118-1130.

Camargo, J. A. (1993) Must dominance increase with the number of subordinate species in competitive interactions? Journal of Theoretical Biology, 161, 537-542.

Cardinale, B. J., Palmer, M. A., & Collins, S. L. (2002) Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. Nature, 415, 426-429.

Cardinale, M., Brusetti, L., Quatrini, P., Borin, S., Puglia, A. M., Rizzi, A., Zanardini, E., Sorlini, C., Corselli, C., & Daffonchio, D. (2004) Comparison of different primer sets for use in automated ribosomal intergenic spacer analysis of complex bacterial communities. Applied and Environmental Microbiology, 70, 6147-6156.

Carroll, C. (2006) Interacting effects of climate change, landscape conversion, and harvest on carnivore populations at the range margin: marten and lynx in the northern Appalachians.

Conservation Biology, 21, 1092-1104.

Caruso, T. & Migliorini, M. (2006) A new formulation of the geometric series with applications to oribatid (Acari, Oribatida) species assemblages from human-disturbed Mediterranean areas. Ecological Modelling, 195, 402-406.

Casas, F., Mougeot, F., Viñuela, J., & Bretagnolle, V. (2009) Effects of hunting on the behaviour and spatial distribution of farmland birds: importance of hunting-free refuges in agricultural areas. Animal Conservation, 12, 346-354.

Castoe, T. A., Poole, A. W., Gu, W., Jason de Koning, A. P., Daza, J.M., Smith, E. N., & Pollock, D. D. (2009) Rapid identification of thousands of copperhead snake (Agkistrodon contortrix) microsatellite loci from modest amounts of 454 shotgun genome sequence. Molecular Ecology Resources, 341-347.

Cavender-Bares, J., Ackerly, D. A., Baum, D., & Bazzaz, F. A. (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridean oak communities. The American Naturalist, 163, 823-843.

Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. VA., & Kembel, S. W. (2009) The merging of community ecology and phylogentic biology. Ecology Letters, 12, 693-715.

CBOL Plant Working Group. (2009) A DNA barcode for land plants. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106, 12794-12797.

Chao, A. (1984) Non-parametric estimation of the number of classes in a population. Scandinavian Journal of Statistics, 11, 265-270.

Chao, A. (1987) Estimating the population-size for capture recapture data with unequal catchability. Biometrics, 43, 783-791.

Chao, A. (2001) An overview of closed capture-recapture models. Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics, 6, 158-175.

Chao, A. (2005) Species estimation and applications. In: Encyclopedia of Statistical Sciences, Balakrishnan, N., Read, C. B., & Vidakovic, B. (eds), 2nd edn. Wiley, New York, Vol. 12, pp. 7907-7916.

Chao, A. & Bunge, J. (2002) Estimating the number of species in a Stochastic abundance model. Biometrics, 58, 531-539.

Chao, A. & Lee, S. -M. (1992) Estimating the number of classes via sample coverage. Journal of the American Statistical Association, 87, 210-217.

Chao, A. & Shen, T. -J. (2003a) SPADE: Species Prediction and Diversity Estimation. Program and user's guide at http: //chao.stat.nthu.edu.tw I softwareCE.html.

Chao, A. & Shen, T. -J. (2003b) Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species. Environment and Ecological Statistics, 10, 429-443.

Chao, A., Yip, P., & Lin, H. S. (1996) Estimating the number of species via a martingale estimating function. Statistica Sinica, 6, 403-418.

Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K., & Shen, T. -J. (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. Ecology Letters, 8, 148-159.

Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K., & Shen, T. -J. (2006) Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. Biometrics, 62, 361-371.

Chao, A., Jost, L., Chiang, S. -C., Jiang, Y. -H., & Chazdon, R. (2008) A two-stage probabilistic approach to multiple-community similarity indices. Biometrics, 64, 1178-1186.

Chao, A., Colwell, R. K., Lin, C. -W., & Gotelli, N. (2009) Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. Ecology, 90, 1125-1133.

Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L.,

Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., & Díaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. Nature, 405, 234-242.

Chave, J., Muller-Landau, H. C., & Levin, S. A. (2002) Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. The American Naturalist, 159, 1-23.

Chen, I. C., Shiu, H., Benedick, S., Holloway, J. D., Chey, V. K., Barlow, H. S., Hill, J. K., & Thomas, C. D. (2009) Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 106, 1479-1483.

Chiarucci, A., Wilson, J. B., Anderson, B. J., & De Dominicis, V. (1999) Cover versus biomass as an estimate of species abundance: does it make a difference to the conclusions? Journal of Vegetation Science, 10, 35-42.

Chiarucci, A., Bacaro, G., Rocchini, D., & Fattorini, L. (2008) Discovering and rediscovering the sample-based rarefaction formula in the ecological literature. Community Ecology, 9, 121-123.

Chivian, D., Brodie, E. L., Alm, E. J., Culley, D. E., Dehal, P. S., DeSantis, T. Z., Gihring, T. M., Lapidus, A., Lin, L. -H., Lowry, S. R., Moser, D. P., Richardson, P. M., Southam, G., Wanger, G., Pratt, L. M., Andersen, G. L., Hazen, T. C., Brockman, F. J., Arkin, A. P., & Onstott, T. C. (2008) Environmental genomics reveals a singlespecies ecosystem deep within Earth. Science, 322, 275-278.

Chown, S. L. & Gaston, K. J. (2008) Macrophysiology for a changing world. Proceedings of the Royal Society London, B, 275, 1469-1478.

Chown, S. L. & Gaston, K. J. (2010) Body size variation in insects: a macroecological perspective. Biological Reviews, 85, 139-169.

Chown, S. L. & Terblanche, J. S. (2007) Physiological diversity in insects: ecological and evolutionary contexts. Advances in Insect Physiology, 33, 50-152.

Chown, S. L., Gaston, K. J., & Williams, P.H. (1998) Global patterns in species richness of pelagic seabirds: the Procellariiformes. Ecography, 21, 342-350.

Chown, S. L., van Rensburg, B. J., Gaston, K. J., Rodrigues, A. S. L., & van Jaarsveld, A. S. (2003) Energy, species richness, and human population size: conservation implications at a national scale. Ecological Applications, 13, 1233-1241.

Chytrý, M., Sedláková, I., & Tichý, L. (2009) Species richness and species turnover in a successional heathland. Applied Vegetation Science, 4, 89-96.

CIA Fact Book. (2009) https: //www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook/geos/XX.html. Accessed 12 July 2009 12h17 UTC.

Cianciaruso, M. V., Batalha, M.A., Gaston, K. J., & Petchey, O. L. (2009) Including intraspecific variability in functional diversity. Ecology, 90, 81-89.

Clarke, K. R. (1990) Comparisons of dominance curves. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 138, 143-157.

Clarke, J. A. & May, R. M. (2002) Taxonomic bias in conservation research. Science, 297, 191-192.

Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (1998) A taxonomic distinctness index and its statistical properties. Journal of Applied Ecology, 35, 523-531.

Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (2001) Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation (PRIMER-E). Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.

Clifford, H. T. & Stephenson, W. (1975) An Introduction to Numerical Classification. Academic Press, New York.

Clough, Y., Holzschuh, A., Gabriel, D., Purtauf, T., Kleijn, D., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2007) Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. Journal of Applied Ecology, 44, 804-812.

Cochran, W. G. (1977) Sampling Techniques. Wiley, New York.

Coddington, J. A., Agnarsson, I., Miller, J. A., Kuntner, M., & Hormiga, G. (2009) Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. Journal of Animal Ecology, 78, 573-584.

Cohen, J.E. (1995) How Many People Can the Earth Support W.W. Norton, New York.

Coleman, B. D., Mares, M. A., Willig, M. R., & Hsieh, Y. -H. (1982) Randomness, area, and species richness. Ecology, 63, 1121-1133.

Collins, S. L. & Glenn, S. M. (1997) Effects of organismal and distance scaling on analysis of species distribution and abundance. Ecological Applications, 7, 543-551.

Collins, S. L., Micheli, F., & Hartt, L. (2000) A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. Oikos, 91, 285-293.

Collins, S. L., Suding, K. N., Cleland, E. E., Batty, M., Pennings, S. C., Gross, K. L., Grace, J. B., Gough, L., Fargione, J. E., & Clar, C. M. (2008) Rank clocks and plant community dynamics. Ecology, 89, 3534-3541.

Colwell, R. K. (2009) Estimates: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples User's Guide and application published at: http: //purl.oclc.org/ estimates.

Colwell, R. K. & Coddington, J. A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B, 345, 101-118.

Colwell, R. K., Mao, C. X., & Chang, J. (2004) Interpolating, extrapolating, and comparing incidence based species accumulation curves. Ecology, 85, 2717-2727.

Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelús, C., Gilman, A. C., & Longino, J. T. (2008) Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. Science, 322, 258-261.

Condit, R., Hubbell, S. P., LaFrankie, J. V., Sukumar, R., Manokaran, N., Foster, R. B., & Ashton P. S. (1996) Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. Journal of Ecology, 84, 549-562.

Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S. P., Foster, R. B., Itoh, A., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R., & Yamakura, T. (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 288, 1414-1418.

Conlisk, E., Bloxham, M., Conlisk, J., Enquist, B., & Harte, J. (2007) A new class of models of spatial distribution. Ecological Monographs, 77, 269-284.

Conlisk, E., Conlisk, J., Enquist, B., Thompson, J., & Harte, J. (2009) Improved abundance prediction from presence-absence data. Global Ecology and Biogeography, 18, 1-10.

Connell, J. H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 199, 1302-1310.

Connell, J. H. & Sousa, W. P. (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. The American Naturalist, 121, 789-824.

Connolly, S. R. & Miller, A. I. (2001a) Global Ordovician faunal transitions in the marine benthos: proximate causes. Paleobiology, 27, 779-795.

Connolly, S. R. & Miller, A. I. (2001b) Joint estimation of sampling and turnover rates from fossil databases: capture-mark-recapture methods revisited. Paleobiology, 27, 751-767.

Connolly, S. R., Hughes, T. P., Bellwood, D. R., & Karlson R. H. (2005) Community structure of corals and reef fishes at multiple scales. Science, 309, 1363-1365.

Connolly, S. R., Dornelas, M., Bellwood, D. R., & Hughes, T. P. (2009) Testing species abundance models: a new bootstrap approach applied to Indo-Pacific coral reefs. Ecology, 90, 3138-3149.

Connor, E. F. & Simberloff, D. (1979) The assembly of species communities: chance or competition? Ecology, 60, 1132-1140.

Constanza, R. et al. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature, 387, 253-257.

Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter, Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., and Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 51, 335-380.

Cornwell, W. K. & Ackerly, D. D. (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. Ecological Monographs, 79, 109-126.

Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. Ecology, 87, 1465-1471.

Costello, M. J., Pohle, G., & Martin, A. (2004) Evaluating biodiversity in marine environmental assessments. In: Research and Development Monograph Series, Series RaDM (ed.), Ottawa.

Cowley, M. J.R., Thomas, C. D., Wilson, R. J., León-Cortés, J. L., Gutiérrez, D., & Bulman, C. R. (2001) Density distribution relationships in British butterflies: II. An assessment of mechanisms. Journal of Animal Ecology, 70, 426-441.

Crame, J. A. (2001) Taxonomic diversity gradients through geological time. Diversity & Distributions, 7, 175-189.

Cressie, N. (1992) Statistics for Spatial Data. Wiley Interscience, Chichester. Crisp, M. D. & Cook, L. G. (2009) Explosive radiation or cryptic mass extinction interpreting signatures in molecular phylogenies. Evolution, 63, 2257-2265.

Crist, T. O. & Veech, J. A. (2006) Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying alpha, beta, and gamma diversity with sample size and area. Ecology Letters, 9, 923-932.

Crist, T. O., Veech, J. A., Gering, J.C., & Summerville, K. S. (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. The American Naturalist, 162, 734-743.

Crozier, R. H. (1997) Preserving the information content of species: genetic diversity, phylogeny, and conservation worth. Annual Review of Ecology and Systematics, 28, 243-268.

Cunningham, S. A., Summerhayes, G., & Westoby, M. (1999) Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. Ecology, 69, 569-588.

Curtis, T. P. & Sloan, W. T. (2004) Prokaryotic diversity and its limits: microbial community structure in nature and implications for microbial ecology. Current Opinion in Microbiology, 7, 221-226.

Curtis, T. P., Sloan, W. T., & Scannell, J. W. (2002) Estimating prokaryotic diversity and its limits. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 99, 10494-10499.

Daily, G. C., Alexander, S., Ehrlich, P. R., Goulder, L., Lubchenco, J., Matson, P. A., Mooney, H. A., Postel, S., Schneider, S. H., & Tilman, D. (1997) Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. Issues in Ecology, 1, 1-18.

Dale, M. R.T. & Fortin, M. J. (2002) Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. Ecoscience, 9, 162-167.

Dale, M. R.T., Dixon, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Myers, D. E., & Rosenberg, M. S. (2002) Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. Ecography, 25, 558-577.

Dalton, H. (1920) The measurement of the inequality of incomes. Economic Journal, 119, 348-361.

Dampier, J. E. E., Luckai, N., Bell, F. W., & Towill, W. D. (2007) Do tree-level monocultures develop following Canadian boreal silviculture? Tree-level diversity tested using a new method.

Biodiversity and Conservation, 16, 2933-2948.

Damschen, E. I., Haddad, N. M., Orrock, J. L., Tewksbury, J. J., & Levey, D. J. (2006) Corridors increase plant species richness at large scales. Science, 313, 1284-1286.

Darwin, C. (1859) On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.

Dauvin, J.C. (1984) Dynamique d'écosysteèmes macrobenthiques des fonds sedimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l' Amoco Cadiz'. These d'Etat, Universite de Paris, Paris, 456pp.

Davis, M. B. & Shaw, R. G. (2001) Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. Science, 292, 673-679.

Davison, A., Blackie, R. L. E., & Scothern, G. P. (2009) DNA barcoding of stylommatophoran land snails: a test of existing sequences. Molecular Ecology Research, 9, 1092-1101.

Dawson, W., Burslem, D. F. R. P., & Hulme, P. E. (2009) The suitability of weed risk assessment as a conservation tool to identify invasive plant threats in East African rainforests. Biological Conservation, 142, 1018-1024.

Dayan, T. & Simberloff, D. (2005) Ecological and community-wide character displacement: the next generation. Ecology Letters, 8, 875-894.

Deagle, B. E., Kirkwood, R., & Jarman, S. N. (2009) Analysis of Australian fur seal diet by pyrosequencing prey DNA in faeces. Molecular Ecology, 18, 2022-2038.

Death, R. G. & Zimmerman, E. M. (2005) Interaction between disturbance and primary productivity in determining stream invertebrate diversity. Oikos, 111, 392-402.

de Bello, F., Thuiller, W., Leps, J., Choler, P., Clement, J. C., Macek, P., Sebastia, M. T., & Lavorel, S. (2009) Partitioning of diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. Journal of Vegetation Science, 20, 475-486.

Delong, E. E. & Pace, N. R. (2001) Environmental diversity of Bacteria and Archaea. Systematic Biology, 50, 470-478.

de Mazancourt, C., Johnson, E., & Barraclough, T. G. (2008) Biodiversity inhibits species' evolutionary responses to changing environments. Ecology Letters, 11, 380-388.

DeQuiroz, K. (2007) Species concepts and species delimitations. Systematic Biology, 56, 879-886.

Dewdney, A. K. (1998) A general theory of the sampling process with applications to the "veil line". Theoretical Population Biology, 54, 294-302.

Dewdney, A. K. (2000) A dynamical model of communities and a new species-abundance distribution. The Biological Bulletin, 198, 152-165.

Diamond, J. M. & May, R. M. (1977) Species turnover rates on islands: dependence on census intervals. Science, 197, 266-270.

Diaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology and Evolution, 16, 646-655.

Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104, 20684-20689.

Diggle, P. J. (1983) Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. Academic Press, London.

Diniz, J. A F., Bini, L. M., & Hawkins, B. A. (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. Global Ecology and Biogeography, 12, 53-64.

Diserud, O. H. & Engen, S. (2000) A general and dynamic species abundance model, embracing the lognormal and the gamma models. The American Naturalist, 155, 497-511.

Diserud, O. H. & Odegaard, F. (2007) A multiple-site similarity measure. Biology Letters, 3, 20-22.

Dobyns, J. R. (1997) Effects of sampling intensity on the collection of spider (Araneae) species and the estimation of spider richness. Environmental Entomology, 26, 150-162.

Donaldson, J., Nänni, I., Zachariades, C., & Kemper, J. (2002) Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. Conservation Biology, 16, 1267-1276.

Dormann, C. F. (2007a) Assessing the validity of autologistic regression. Ecological Modelling, 207, 234-242.

Dormann, C. F. (2007b) Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. Global Ecology and Biogeography, 16, 129-138.

Dormann, C. F., McPherson, J. M., Araújo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R. G., Hirzel, A., Jetz, W., & Kissling, W. D. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. Ecography, 30, 609.

Dornelas, M. & Connolly, S. R. (2008) Multiple modes in a coral species abundance distribution. Ecology Letters, 11, 1008-1016.

Dornelas, M., Connolly, S. R., & Hughes, T. P. (2006) Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. Nature, 440, 80-82.

Dornelas, M., Moonen, A. C., Magurran, A. E., & Barberi, P. (2009) Species abundance distributions reveal environmental heterogeneity in modified landscapes. Journal of Applied Ecology, 46, 666-672.

Dornelas, M., Phillip, D. A. T., & Magurran, A. E. (2010) Abundance and dominance become less predictable as species richness decreases. Global Ecology and Biogeography, in press.

Doroghazi, J. R. & Buckley, D. H. (2008) Evidence from GC-TRFLP that bacterial communities in soil are lognormally distributed. PLoS One, 3, e2910.

Dray, S. & Legendre, P. (2008) Testing the species traitsenvironment relationships: the fourth-corner problem revisited. Ecology, 89, 3400-3412.

Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P. R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). Ecological Modelling, 196, 483-493.

Drayton, B. & Primack, R. B. (1996) Plant species lost in an isolated conservation area in metropolitan Boston from 1894 to 1993. Conservation Biology, 10, 30-39.

Driscoll, C. A., Menotti-Raymond, M., Roca, A., Hupe, K., Johnson, W. E., Geffen, E., Harley, E. H., Delibes, M., Pontier, D., Kitchener, A. C., Yamaguchi, N., O'Brien, S. J., & Macdonald, D. W. (2007) The near eastern origin of cat domestication. Science, 317, 519-523.

Drobner, U., Bibby, J., Smith, B., & Wilson, J. B. (1998) The relation between community biomass and evenness: What does community theory predict, and can these predictions be tested? Oikos, 82, 295-302.

Dunn, R. R., Sanders, N. J., Menke, S. B., Weiser, M. D., Fitzpatrick, M. C., Laurent, E., Lessard, J. P., Agosti, D., Andersen, A., Bruhl, C., Cerda, X., Ellison, A., Fisher, B., Gibb, H., Gotelli, N., Gove, A., Guénard, B., Janda, M., Kaspari, M., Longino, J. T., Majer, J., McGlynn, T. P., Menke, S. B., Parr, C., Philpott, S., Pfeiffer, M., Retana, J., Suarez, A., & Vasconcelos, H. (2009) Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. Ecology Letters, 12, 324-333.

Dutilleul, P., Clifford, P., Richardson, S., & Hemon, D. (1993) Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. Biometrics, 49, 305-314.

DuToit, J. T. (2003) Large herbivores and savanna heterogeneity. In: The Kruger Experience: Ecology and Management of Savanna Heterogeneity, DuToit, J. T., Rogers, K. H., & Biggs, H. C. (eds).

Island Press, Washington, pp. 292-309.

Dykhuizen, D. E. (1998) Santa Rosalia revisited: Why are there so many species of bacteria? Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology, 73, 25-33.

EASAC. (2009) Ecosystem Services and Biodiversity in Europe. The Royal Society, London.

Economo, E. & Kiett, T. (2008) Species diversity in neutral metacommunities: a network approach. Ecology. Letters, 11, 52-62.

Edwards, A. W.F. (1992) Likelihood - Expanded Edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Efron, B. & Thisted, R. (1976) Estimating the number of unseen species: how many words did Shakespeare know? Biometrika, 63, 35-41.

Efron, B. & Tibshirani, R. J. (1993) An Introduction to the Bootstrap. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL.

Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. M. M., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M. S., & Zimmermann, N. E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography, 29, 129-151.

Ellis, E. C. & Ramankutty, N. (2008) Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. Frontiers in Ecology and the Environment, 6, 439-447.

Ellison, A. M., Record, S., Arguello, A., & Gotelli, N. J. (2007) Rapid inventory of the ant assemblage in a temperate hardwood forest: species composition and assessment of sampling methods. Environental Entomology, 36, 766-775.

Elton, C. (1946) Competition and the structure of ecological communities. Journal of Animal Ecology, 15: 54-68.

Elzinga, C. L., Salzer, D. W., & Willoughby, J. W. (1998) Measuring & Monitoring Plant Populations. US Dept. of the Interior, Bureau of Land Management; Nature Conservancy, Denver, CO.

Engen, S. & Lande, R. (1996a) Population dynamic models generating species abundance distributions of the gamma type. Journal of Theoretical Biology, 178, 325-331.

Engen, S. & Lande, R. (1996b) Population dynamic models generating the lognormal species abundance distribution. Mathematical Biosciences, 132, 169-183.

Engen, S., Lande, R., Walla, T., & DeVries, P. J. (2002) Analyzing spatial structure of communities using the two-dimensional Poisson lognormal species abundance model. The American Naturalist, 160, 60-73.

Engen, S., Saether, B. E., Sverdrup-Thygeson, A., Grotan, V., & Odegaard, F. (2008) Assessment of species diversity from species abundance distributions at different localities. Oikos, 117, 738-748.

Epperson, B. K. (2003) Geographical Genetics. Princeton University Press, Princeton.

Erickson, R.O. (1945) The Clematis fremontii var. riehlii population in the Ozarks. Annals of the Missouri Botanical Garden, 32, 413-460.

Erwin, D. H. (2006) Extinction: How life on Earth Nearly Ended 250 Million Years Ago. Princeton University Press, Princeton.

Etienne, R. S. (2005) A new sampling formula for neutral biodiversity. Ecology Letters, 8, 253-260.

Etienne, R. S. (2007) A neutral sampling formula for multiple samples and an 'exact' test of neutrality. Ecology Letters, 10, 608-618.

Etienne, R. S. & Alonso, D. (2005) A dispersal-limited sampling theory for species and alleles. Ecology Letters, 8, 1147-1156.

Etienne, R. S. & Olff, H. (2004) A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. Ecology Letters, 7, 170-175.

Etienne, R. S. & Olff, H. (2005) Confronting different models of community structure to species-abundance data: a Bayesian model comparison. Ecology Letters, 8, 493-504.

Etienne, R. S., Latimer, A. M., Silander, J. A., & Cowling, R. M. (2006) Comment on "Neutral ecological theory reveals isolation and rapid speciation in a biodiversity hot spot". Science, 311, 610.

Etienne, R. S., Alonso, D., & McKane, A. J. (2007a) The zero-sum assumption in netural biodiversity theory. Journal of Theoretical Biology, 248, 522-536.

Etienne, R. S., Apol, M. E. F., Olff, H., & Weissing, F. J. (2007b) Modes of speciation and the neutral theory of biodiversity. Oikos, 116, 241-258.

Evans, K. L., Rodrigues, A. S. L., Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2006a) Protected areas and regional avian species richness in South Africa. Biology Letters, 2, 184-188.

Evans, K. L., van Rensburg, B. J., Gaston, K. J., & Chown, S. L. (2006b) People, species richness and human population growth. Global Ecology and Biogeography, 15, 625-636.

Evans, K. L., Gaston, K. J., Sharp, S. P., McGowan, A., & Hatchwell, B. J. (2009) The effect of urbanisation on avian morphology and latitudinal gradients in body size. Oikos, 118, 251-259.

Evans, M., Hastings, N., & Peacock, B. (1993) Statistical Distributions, 2nd edn. Wiley, New York.

Faith, D. P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biological Conservation, 61, 1-10.

Fargione, J., Brown, C. S., & Tilman, D. (2003) Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 100, 8916-8920.

Farrell, L. E., Roman, J., & Sunquist, M. E. (2000) Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. Molecular Ecology, 9, 1583-1590.

Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the comparative method. The American Naturalist, 125, 1-15.

Felsenstein, J. (2004) Inferring Phylogenies. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.

Feng, M. C., Nowierski, R. M., & Zeng, Z. (1993) Populations of Sitobion avenae and Aphidius ervi on sprint wheat in the northwestern United States. Entomologia Experimentalis et Applicata, 67, 109-117.

Fewster, R. M., Buckland, S. T., Siriwardena, G. M., Baillie, S. R., & Watson, J. D. (2000) Analysis of population trends for farmland birds using generalized additive models. Ecology, 81, 1970-1984.

Fiedler, K. & Schulze, C. H. (2004) Forest modification affects diversity (but not dynamics) of speciose tropical pyraloid moth communities. Biotropica, 36, 615-627.

Figueiredo, M. S. L. & Grelle, C. E. V. (2009) Predicting global abundance of a threatened species from its occurrence: implications for conservation planning. Diversity & Distributions, 15, 117-121.

Filippi-Codaccioni, O., Clobert, J., & Julliard, R. (2009) Urbanization effects on the functional diversity of avian agricultural communities. Acta Oecologia, 35, 705-710.

Finch, S., Skinner, G., & Freeman, G. H. (1975) The distribution and analysis of cabbage root fly egg populations. The Annals of Applied Biology, 79, 1-18.

Fisher, J. A. D. & Frank, K. T. (2004) Abundancedistribution relationships and conservation of exploited marine fishes. Marine Ecology Progress Series, 279, 201-213.

Fisher, M. M. & Triplett, E. W. (1999) Automated approach for ribosomal intergenic spacer analysis of microbial diversity and its application to freshwater bacterial communities. Applied and

Environmental Microbiology, 65, 4630-4636.

Fisher, R. A., Corbet, A. S., & Williams, C. B. (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. Journal of Animal Ecology, 12, 42-58.

Fisher, J. A. D., Frank, K. T., Petrie, B., Leggett, W. C., & Shackell, N. L. (2008) Temporal dynamics within a contemporary latitudinal diversity gradient. Ecology Letters, 11, 883-897.

Flaten, G. R., Botnen, H., Grung, B., & Kvalheim, O. M. (2007) Quantifying disturbances in benthic communities - comparison of the community disturbance index (CDI) to other multivariate methods. Ecological Indicators, 7, 254-276.

Flather, C. (1996) Fitting species-accumulation functions and assessing regional land use impacts on avian diversity. Journal of Biogeography, 23, 155-168.

Fleishman, E., Thomson, J. R., Mac Nally, R., Murphy, D. D., & Fay, J. P. (2005) Using indicator species to predict species richness of multiple taxonomic groups. Conservation Biology, 19, 1125-1137.

Folch, J., Cocero, M. J., Chesné, P., Alabart, J. L., Dominguez, V., Cognié, Y., Roche, A., Vernández-Áriaz, A., Marti, J. I., Sánchez, P., Echegoyen, E., Beckers, J. F., Sanchez Bonastre, A., & Vignon, X. (2009) First birth of an animal from an extinct subspecies (Capra pyrenaica pyrenaica) by cloning. Theriogenology, 71, 1026-1034.

Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., & Holling, C. S. (2004) Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 35, 557-581.

Foote, M. (1988) Survivorship analysis of Cambrian and Ordovician trilobites. Paleobiology, 14, 258-271.

Foote, M. (1994) Temporal variation in extinction risk and temporal scaling of extinction metrics. Paleobiology, 20, 424-444.

Foote, M. (1997) Estimating taxonomic durations and preservation probability. Paleobiology, 23, 278-300.

Foote, M. (2000) Origination and extinction components of taxonomic diversity: general problems. In: Deep time - Paleobiology's perspective, Erwin, D. H. & Wing, S. L. (eds). Paleobiology Memoir, Paleontological Society and University of Chicago Press, pp. 74-102.

Foote, M. (2001a) Estimating completeness of the fossil record. In: Paleobiology II, Briggs, D. E. G. & Crowther, P.R. (eds). Blackwell, Oxford, pp. 500-504.

Foote, M. (2001b) Evolutionary rates and the age distribution of living and extinct taxa. In: Evolutionary Patterns - Growth, Form, and Tempo in the Fossil Record, Jackson, J. B. C., Lidgard, S., & McKinney, F. K. (eds). The University of Chicago Press, Chicago, pp. 245-294.

Foote, M. (2001c) Inferring temporal patterns of preservation, origination, and extinction from taxonomic survivorship analysis. Paleobiology, 27, 602-630.

Foote, M. (2003) Origination and extinction through the Phanerozoic: a new approach. The Journal of Geology, 111, 125-148.

Foote, M. (2005) Pulsed origination and extinction in the marine realm. Paleobiology, 31, 6-20.

Foote, M. (2007a) Extinction and quiescence in marine animal genera. Paleobiology, 33, 261-272.

Foote, M. (2007b) Symmetric waxing and waning of marine invertebrate genera. Paleobiology, 33, 517-529.

Foote, M. & Raup, D. M. (1996) Fossil preservation and the stratigraphic ranges of taxa. Paleobiology, 22, 121-140.

Foote, M., Crampton, J. S., Beu, A. G., & Cooper, R. A. (2008) On the bidirectional relationship

between geographic range and taxonomic duration. Paleobiology, 34, 421-433.

Foran, D. R., Crooks, K. R., & Minta, S. C. (1997) Species identification from scat: an unambiguous genetic method. Wildlife Society Bulletin, 25, 835-839.

Ford, N. B. & Lancaster, D. L. (2007) The speciesabundance distribution of snakes in a bottomland hardwood forest of the southern United States. Journal of Herpetology, 41, 385-393.

Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M., Davies, T. J., Cowling, R.M, Faith, D. P., Balmford, A., Manning, J.C., Proches, S., van der Bank, M., Reeves, G., Hedderson, T. A. J., & Salvolainen, V. (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. Nature, 445, 757-760.

Fornara, D. A. & Tilman, D. (2009) Ecological mechanisms associated with the positive diversity - productivity relationship in an N-limited grassland. Ecology, 90, 408-418.

Fortin, M. J. & Dale, M. R.T. (2005) Spatial Analysis: A Guide for Ecologists. Cambridge University Press, Cambridge.

Foster, S. D. & Dunstan, P. K. (2009) The analysis of biodiversity using rank abundance distributions. Biometrics, 661, 186-195.

Fotheringham, A. S., Brunsdon, C., & Charlton, M. (2002) Geographically Weighted Regression: The Analysis of Spatially Varying Relationships. Wiley, Chichester.

Foxcroft, L. C., Rouget, M., Richardson, D. M., & MacFadyen, S. (2004) Reconstructing 50 years of Opun-tia stricta invasion in the Kruger National Park, South Africa: environmental determinants and propagule pressure. Diversity & Distributions, 10, 427-437.

Foxcroft, L. C., Richardson, D. M., Rouget, M., & MacFadyen, S. (2009) Patterns of alien plant distribution at multiple spatial scales in a large national park: implications for ecology, management and monitoring. Diversity & Distributions, 15, 367-378.

Frankham, R., Ballou, J. D., & Briscoe, D. A. (2002) Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge.

Freckleton, R. P., Gill, J. A., Noble, D., & Watkinson, A. R. (2005) Large-scale population dynamics, abundanceoccupancy relationships and the scaling from local to regional population size. Journal of Animal Ecology, 74, 353-364.

Freeman, S. N., Noble, D. G., Newson, S. E., & Baillie S. R. (2007) Modelling population changes using data from different surveys: the Common Birds Census and the Breeding Bird Survey. Bird Study, 54, 61-72.

Freese, L., Auster, P. J., Heifetz, J., & Wing, B. L. (1999) Effects of trawling on seafloor habitat and associated invertebrate taxa in the Gulf of Alaska. Marine Ecology Progress Series, 182, 119-126.

Frezal, L. & Leblois, R. (2008) Four years of DNA barcoding: current advances and prospects. Infection, Genetics and Evolution, 8, 727-736.

Frontier, S. (1985) Diversity and structure in aquatic ecosystems. Oceanography and Marine Biology - An Annual Review, 23, 253-312.

Gans, J., Wolinsky, M., & Dunbar, J. (2005) Computational improvements reveal great bacterial diversity and high metal toxicity in soil. Science, 309, 1387-1390.

Garcia, L. V. (2004) Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies. Oikos, 105, 657.

Garcia-Martinez, J., Acinas, S. G., Anton, A. I., & Rodriguez-Valera, F. (1999) Use of the 16S-23S ribosomal genes spacer region in studies of prokaryotic diversity. Journal of Microbiological Methods, 36, 55-64.

Gardner, T. A., Cote, I. M., Gill, J. A., Grant, A., & Watkinson, A. R. (2003) Long-term region-wide declines in Caribbean corals. Science, 301, 958-960.

Gardner, T. A., Barlow, J., Aruajo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Esposito, M.

C., Ferreira, L. V., Hawes, J., Hernandez, M. I. M., Hoogmoed, M. S., Lieite, R. N., Lo-Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, L. A. M., Miranda-Santos, R., Overal, W. L., Parry, L., Peters, S. L., Roberio-Junior, M. A., da Silva, M. N. F., Motta, C. D. S., & Peres, C. A. (2007) The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. Ecology Letters, 11, 139-150.

Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelier, P., Ducout, B., Roumet, C., &Navas, M.-L. (2001) Consistency of species ranking based on functional leaf traits. The New Phytologist, 152, 69-83.

Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quested, H., Quétier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.-P., Thébault, A., Vile, D., & Zarovali, M. P. (2006) Assessing the effects of landuse change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European Sites. Annals of Botany, 99, 967-985.

Gaston, K. J. (1991) How large is a species' geographic range? Oikos, 61, 434-438.

Gaston, K. J. (1994) Rarity. Chapman & Hall, London.

Gaston, K. J. (ed) (1996) Biodiversity: A biology of numbers and difference. Wiley, New York.

Gaston, K. J. (1996a) Species-range size distributions: patterns, mechanisms and implications. Trends in Ecology and Evolution, 11, 197-201.

Gaston, K. J. (1996b) Biodiversity - latitudinal gradients. Progress in Physical Geography, 20, 466-476.

Gaston, K. J. (2003) The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford University Press, Oxford.

Gaston, K. J. (2006) Biodiversity and extinction: macroecological patterns and people. Progress in Physical Geography, 30, 258-269.

Gaston, K. J. (2009) Geographic range limits: achieving synthesis. Proceedings of the Royal Society London, B, 276, 1395-1406.

Gaston, K. J. & Blackburn, T. M. (2000) Pattern and Process in Macroecology. Blackwell, Oxford.

Gaston, K. J. & Fuller, R. A. (2008) Commonness, population depletion and conservation biology. Trends in Ecology and Evolution, 23, 14-19.

Gaston, K. J. & Fuller, R. A. (2009) The sizes of species' geographic ranges. Journal of Applied Ecology, 46, 1-9.

Gaston, K. J. & Lawton, J. H. (1989) Insect herbivores on bracken do not support the core-satellite hypothesis. The American Naturalist, 134, 761-777.

Gaston, K. J. & Lawton, J. H. (1990) Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. Oikos, 58, 329-335.

Gaston, K. J. & He, F. (2002) The distribution of species range size: a stochastic process. Proceedings of the Royal Society London, B, 269, 1079-1086.

Gaston, K. & May, R. M. (1992) The taxonomy of taxonomists. Nature, 356, 281-283.

Gaston, K. J. & McArdle, B. H. (1994) The temporal variability of animal abundances: measures, methods and patterns. Philosophical Transactions of the Royal Society, London Lond. B, 345, 335-358.

Gaston, K. J. & Warren, P. H. (1997) Interspecific abundance-occupancy relationships and the effects of disturbance: a test using microcosms. Oecologia, 112, 112-117.

Gaston, K. J., Blackburn, T. M., & Lawton, J. H. (1997) Interspecific abundance-range size relation-

ships: an appraisal of mechanisms. Journal of Animal Ecology, 66, 579-601.

Gaston, K. J., Blackburn, T. M., & Gregory, R. D. (1998a) Interspecific differences in intraspecific abundancerange size relationships of British breeding birds. Ecography, 21, 149-158.

Gaston, K. J., Blackburn, T. M., Gregory, R. D., & Greenwood, J. J.D. (1998b) The anatomy of the interspecific abundance-range size relationship for the British avifauna: I. Spatial patterns. Ecology Letters, 1, 38-46.

Gaston, K. J., Blackburn, T. M., & Gregory, R. D. (1999a) Does variation in census area confound density comparisons? Journal of Applied Ecology, 36, 191-204.

Gaston, K. J., Blackburn, T. M., & Gregory, R. D. (1999b) Intraspecific abundance-range size relationships: case studies of six bird species in Britain. Diversity & Distributions 5, 197-212.

Gaston, K. J., Blackburn, T. M., Greenwood, J. J.D., Gregory, R. D., Quinn, R. M., & Lawton, J. H. (2000) Abundance-occupancy relationships. Journal of Applied Ecology, 37 (Suppl. 1), 39-59.

Gaston, K. J., Borges, P. A.V., He, F., & Gaspar, C. (2006) Abundance, spatial variance, & occupancy: species distribution in the Azores. Journal of Animal Ecology, 75, 646-656.

Gaston, K. J., Chown, S. L., & Evans, K. L. (2008a) Ecogeographic rules: elements of a synthesis. Journal of Biogeography, 35, 483-500.

Gaston, K. J., Jackson, S. F., Cantú-Salazar, L., & Cruz-Piñón, G. (2008b) The ecological performance of protected areas. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 39, 93-113.

Gaston, K. J., Chown, S. L., Calosi, P., et al. (2009) Macrophysiology: a conceptual re-unification. The American Naturalist, 174, 595-612.

Gebremedhin, B., Ficetola, G. F., Naderi, S., Rezaei, H. R., Maudet, C., Rioux, D., Luikart, G., Flagstad, Ø., Thuiller, W., & Taberlet, P. (2009) Frontiers in identifying conservation units: from neutral markers to adaptive genetic variation. Animal Conservation, 12, 107-109.

Gelman, A. (2003) A Bayesian formulation of exploratory data analysis and goodness-of-fit testing. International Statistical Review, 71, 369-382.

Genome 10K Community of Scientists. (2009) Genome 10K: a proposal to obtain whole-genome sequence for 10000 vertebrate species. Journal of Heredity, 100, 659-674.

Gerrodette, T. (1993) TRENDS: Software for a power analysis of linear regression. Wildlife Society Bulletin, 21, 515-516.

Gibbs, J.E. (1995) MONITOR: Software for power analysis in population monitoring programs. In. USGS Pautuxent Wildlife Research Center Laurel, Maryland.

Gibbs, J. P., Droege, S., & Eagle, P. (1998) Monitoring populations of plants and animals. BioScience, 48, 935-940.

Gienapp, P., Leimu, R., & Merilä, J. (2007) Responses to climate change in avian migration time - microevolution versus phenotypic plasticity. Climate Research, 35, 25-35.

Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J. S., Mills, J. A., & Merilä, J. (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. Molecular Ecology, 17, 167-178.

Gilchrist, G. W., Huey, R. B., Balanyá, J., Pascual, M., & Serra, L. (2004) A time series of evolution in action: a latitudinal cline in wing size in South American Drosophila subobscura. Evolution, 58, 768-780.

Gill, S. R., Pop, M., DeBoy, R. T., Eckburg, P. B., Turnbaugh, P. J., Samuel, B. S., Gordon, J. I., Relman, D. A., FraserLiggett, C. M., & Nelson, K. E. (2006) Metagenomic analysis of the human distal gut microbiome. Science, 312, 1355-1359.

Gillespie, T. W., Foody, G. M., Rocchini, D., Giorgi, A. P., & Saatchi S. (2008) Measuring and modelling biodiversity from space. Progress in Physical Geography, 32, 203-221.

Gislason, H. & Rice, J. (1998) Modelling the response of size and diversity spectra of fish

assemblages to changes in exploitation. ICES Journal of Marine Science, 55, 362-370.
Gleason, H. A. (1929) The significance of Raunkiaer's law of frequency. Ecology, 10, 406-408.
Golicher, D. J., O'Hara, R. B., Ruiz-Montoya, L., & Cayuela, L. (2006) Lifting a veil on diversity: a Bayesian approach to fitting relative-abundance models. Ecological Applications, 16, 202-212.
Good, I. J. (1953) The population frequencies of species and the estimation of population parameters. Biometrika, 40, 237-264.
Good, I. J. (2000) Turing's anticipation of empirical Bayes in connection with the cryptanalysis of the naval Enigma. Journal of Statistical Computation and Simulation, 66, 101-111.
Goßner, M., Chao, A., Bailey, R., & Prinzing, A. (2009) Native fauna on exotic trees: phylogenetic conservatism and geographic contingency in two lineages of phytophages on two lineages of trees. The American Naturalist, 173, 599-614.
Gotelli, N. J. (1991) Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. The American Naturalist, 138, 768-776.
Gotelli, N. J. (2008) A Primer of Ecology, 4th edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
Gotelli, N. J. & Colwell, R. K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecology Letters, 4, 379-391.
Gotelli, N. & Entsminger, G. L. (2009) EcoSim: Null Models Software for Ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Jericho, VT 05465. http: //garyentsminger.com/ecosim.htm.
Gotelli, N. J. & Graves, G. R. (1996) Null Models in Ecology. Smithsonian Institution Press, WA, USA.
Gotelli, N., Anderson, M. J., Arita, H. T., Chao, A., Colwell, R. K., Connolly, S. R., Currie, D. J., Dunn, R. R., Graves, G. R., Green, J. L., Grytnes, J. A., Jiang, Y.-H., Jetz, W., Lyons, S. K., McCain, C. M., Magurran, A. E., Rahbek, C., Rangel, T. F.L. V.B., Soberon, J., Webb, C.O., & Willig, M. R. (2009) Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. Ecology Letters, 12, 873-886.
Govender, N., Trollope, W. S. W., & van Wilgen, B. W. (2006) The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. Journal of Applied Ecology, 43, 748-758.
Gower, J.C. (1971) A general coefficient of similarity and some of its properties. Biometrics, 27, 857-871.
Gower, J. C. (1985) Measures of similarity, dissimilarity and distance. In: Enclopedia of Statistical Sciences, Kotz, S. & Johnson, N. L. (eds). Wiley, New York, Vol. 5, pp. 397-405.
Grace, J. B. (2006) Structural Equation Modeling and Natural Systems. Cambridge University Press, Cambridge.
Gradstein, F., Ogg, J., & Smith, A. (2005) A geological Times Scale 2004. Cambridge University Press, Cambridge.
Graham, C. H. & Fine, P. V. A. (2008) Phyl.ogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. Ecology Letters, 11, 1265-1277.
Graham, C. H. & Hijmans, R. J. (2006) A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. Global Ecology and Biogeography, 15, 578-587.
Graham, J. H., Hughie, H. H., Jones, S., Wrinn, K., Krzysik, A. J., Duda, J. J., Freeman, D. C., Emlen, J.M., Zak, J.C., Kovacic, D. A., Chamberlin-Graham, C., & Balbach, H. (2004) Habitat disturbance and the diversity and abundance of ants (Formicidae) in the Southeastern FallLine Sandhills - art. no. 30. Journal of Insect Science, 4, 30-30.
Grant, P. R. & Schluter, D. (1984) Interspecific competition inferred from patterns of guild structure.

In: Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence, Strong, D. R., Simberloff, D., Abele, L. G., & Thistle, A. B. (eds). Princeton University Press, Princeton, USA, pp. 201-233.
Grassle, J. F. & Smith, W. (1976) A similarity measure sensitive to the contribution of rare species and its use in investigation of variation in marine benthic communities. Oecologia, 25, 13-22.
Gray, J. S. (1979) Pollution-induced changes in populations. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 286, 545-561.
Gray, J. S. (1981) Detecting pollution induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. Marine Pollution Bulletin, 12, 173-176.
Gray, J. S. (1983) Use and misuse of the log-normal plotting method for detection of effects of pollution - a reply. Marine Ecology-Progress Series, 11, 203-204.
Gray, J. S. (1987) Species-abundance patterns. In: Organization of communities - past and present, Gee, J. H. R. & Giller, P. S. (eds). Blackwell, Oxford, pp. 53-67.
Gray, J. S. & Mirza, F. B. (1979) Possible method for the detection of pollution-induced disturbance on marine benthic communities. Marine Pollution Bulletin, 10, 142-146.
Gray, J. S., Clarke, K. R., Warwick, R. M., & Hobbs, G. (1990) Detection of the initial effects of pollution on marine benthos: an example from the Ekofisk and Eldfisk oilfields, North Sea. Marine Ecology Progress Series, 66, 285-299.
Gray, J. S., Bjogesaerter, A., & Ugland, K. I. (2005) The impact of rare species on natural assemblages. Journal of Animal Ecology, 74, 1131-1139.
Gray, J. S., Bjorgesaeter, A., & Ugland, K. I. (2006) On plotting species abundance distributions. Journal Of Animal Ecology, 75, 752-756.
Green, J. L. & Plotkin, J. B. (2007) A statistical theory for sampling species abundances. Ecology Letters, 10, 1037-1045.
Gregorius, H. R. (1987) The relationship between the concepts of genetic diversity and differentiation. Theoretical and Applied Genetics, 74, 397-401.
Gregorius, H. R. (1996) Differentiation between populations and its measurement. Acta Biotheoretica, 44, 23-36.
Gregorius, H. R. (2010) Linking diversity and differentiation. Diversity, 2, 370-394.
Gregory, R. D., Noble, D., Field, R., Marchant, J., Raven, M., & Gibbons, D. W. (2003) Birds as indicators of biodiversity. Ornis Hungarica, 12-13, 11-24.
Greig-Smith, P. (1957) Quantitative Plant Ecology. Butterworth, London.
Greig-Smith, P. (1983) Quantitative Plant Ecology, 3rd edn. Blackwell, London.
Greve, M. (2007) Avifaunal responses to environmental conditions and land-use changes in South Africa: diversity, composition and body size. M.Sc. Thesis, Stellenbosch University, 185pp.
Greve, M., Gaston, K. J., van Rensburg, B. J., & Chown, S. L. (2008) Environmental factors, regional body size distributions, and spatial variation in body size of local avian assemblages. Global Ecology and Biogeography, 17, 514-523.
Grime, J. P. (1973a) Control of species density in herbaceous vegetation. Journal of Environmental Management, 1, 151-167.
Grime, J. P. (1973b) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature, 242, 344-347.
Grinnell, J. (1922) The role of the 'accidental'. Auk, 39, 373-380.
Groves, R. M. (1989) Survey Errors and Survey Costs. Wiley, New York.
Gunnarsson, T. (2006) A Mirror of Nature: Nordic Landscape Painting 1840-1910. Statens Museum for Kunst, Copenhagen, pp. 11-37.
Guo, Q., Brown, J. H., & Valone, T. J. (2000) Abundance and distribution of desert annuals: are spatial and temporal patterns related? The Journal of Ecology, 88, 551-560.

Gurd, D. B. (2007) Predicting resource partitioning and community organization of filter-feeding dabbling ducks from functional morphology. The American Naturalist, 169, 334-343.

Halfpenny, J. (1986) A Field Guide to Mammal Tracking in Western America. Johnson Books, Boulder, CO, pp. 134-148.

Hall, S. J. & Greenstreet, S. P. (1998) Taxonomic distinctness and diversity measures: responses in marine fish communities. Marine Ecology Progress Series, 166, 227-229.

Hallam, S. J., Putnam, N., Preston, C. M., Detter, J. C., Rokhsar, D., Richardson, P. M., & DeLong, E. F. (2004) Reverse methanogenesis: testing the hypothesis with environmental genomics. Science, 305, 1457-1462.

Hannah, L. & Kay, J. A. (1977) Concentration in the modern industry: theory, measurement, and the U. K. experience. MacMillan, London.

Hanski, I. (1982) Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. Oikos, 38, 210-221.

Hanski, I. (1994) A practical model of metapopulation dynamics. Journal of Animal Ecology, 63, 151-162.

Hanski, I. (1997) Metapopulation dynamics, from concepts and observations to predictive models. In: Metapopulation Biology, Hanski, I. & Gilpin, M. E. (eds). Academic Press, San Diego, pp. 69-91.

Hanski, I. & Gyllenberg, M. (1997) Uniting two general patterns in the distribution of species. Science, 275, 397-400.

Hardy, O. J. (2008) Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. The Journal of Ecology, 96, 914-926.

Hardy, O . J. & Jost, L. (2008) Interpreting and estimating measures of community phylogenetic structuring. The Journal of Ecology, 96, 849-852.

Hardy, O . J. & Senterre, B. (2007) Characterizing the phylogenetic structure of communities by additive partitioning of phylogenetic diversity. The Journal of Ecology, 95, 493-506.

Harms, K. E., Condit, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. Journal of Ecology, 89, 947-959.

Harper, J. L. (1981) The meanings of rarity. In: The Biological Aspects of Rare Plant Conservation, Synge, H. (ed). Wiley, New York, pp. 189-203.

Harrison, P. (1992) The Third Revolution. Population, Environment and a Sustainable World. Penguin Books, London.

Harrison, S., Ross, S. J., & Lawton, J. H. (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. Journal of Animal Ecology, 61, 151-158.

Harte, J. (2008) From spatial pattern in the distribution and abundance of species to a unified theory of ecology: the role of maximum entropy methods. Applied Optimization, 102, 243.

Harte, J., Kinzig, A., & Green, J. (1999) Self-similarity in the distribution and abundance of species. Science, 284, 334-336.

Harte, J., Conlisk, E., Ostling, A., Green, J. L., & Smith, A. B. (2005) A theory of spatial structure in ecological communities at multiple spatial scales. Ecological Monographs, 75, 179-197.

Harte, J., Zillio, T., Conlisk, E., & Smith, A. B. (2008) Maximum entropy and the state variable approach to macroecology. Ecology, 89, 2700-2711.

Hartley, S., Kunin, W. E., Lennon, J. J., & Pocock, M. J. O. (2004) Coherence and discontinuity in the scaling of species' distribution patterns. Proceedings of the Royal Society London, B, 271, 81-88.

Hassell, M. P., Southwood, T. R. E., & Reader, P. M. (1987) The dynamics of the viburnum whitefly (*Aleurotrachelus jelinekii*): a case study of population regulation. Journal of Animal Ecology, 56, 283-300.

Hauer, R. F. & Resh, V. H. (2006) Macroinvertebrates. In: Methods in Stream Ecology, Hauer, F. R. & Lamberti, G. A. (eds). Academic Press/Elsevier, San Diego, CA, pp. 435-463.

Hawkins, C. P., Norris, R. H., Hogue, J. N., & Feminella, J. W. (2000) Development and evaluation of predictive models for measuring the biological integrity of streams. Ecological Applications, 10, 1456-1477.

Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M., De Marco, P., & Blackburn, T. M. (2007) Red herrings revisited: spatial autocorrelation and parameter estimation in geographical ecology. Ecography, 30, 375.

Hayden, E. C. (2009) 10, 000 genomes to come. Nature, 462, 21.

He, F. & Condit, R. (2007) The distribution of species: occupancy, scale, and rarity. In: Scaling Biodiversity, Storch, D., Marquet, P. A., & Brown, J. H. (eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 32-50.

He, F. & Gaston, K. J. (2000a) Estimating species abundance from occurrence. The American Naturalist, 156, 553-559.

He, F. & Gaston, K. J. (2000b) Occupancy-abundance relationships and sampling scales. Écography, 23, 503-511.

He, F. & Gaston, K. J. (2003) Occupancy, spatial variance and the abundance of species. The American Naturalist, 162, 366-375.

He, F. & Tang, D. (2008) Estimating the niche preemption parameter of the geometric series. Acta Oecologica, 33, 105-107.

He, F., Gaston, K. J., & Wu, J. (2002) On species occupancyabundance models. Ecoscience, 9, 119-126.

Heard, S. B. (1992) Patterns in tree balance among cladistic, phenetic, and randomly generated phylogenetic trees. Evolution, 46, 1818-1826

Hebert, P. D. N., Cywinsky, A., Ball, S. L., & deWaard, J. R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society London, B, 270, 313-321.

Hebert, P. D. N., Stoeckle, M. Y., Zemlak, T. S., & Francis, C. M. (2004) Identification of birds through DNA barcodes. PLoS, Biology, 2, 1657-1663.

Heck, K. L., Jr., van Belle, G., & Simberloff, D. (1975) Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. Ecology, 56, 1459-1461.

Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S. Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C. P.H., O'Donovan, G., Otway, S. J., Pereira, J. S., Prinz, A., Read, D. J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Siamantziouras, A.-S. D., Spehn, E. M., Terry, A. C., Troumbis, A. Y., Woodward, F. I., Yachi, S., & Lawton, J. H. (1999) Plant diversity and productivity in European grasslands. Science, 286, 1123-1127.

Heemsbergen, D. A., Berg, M. P., Loreau, M., van Hal, J. R., Faber, J. H., & Verhoef, H. A. (2004) Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. Science, 306, 1019-1020.

Heino, J. (2005) Positive relationship between regional distribution and local abundance in stream insects: a consequence of niche breadth or habitat niche position? Ecography, 28, 345-354.

Heino, J. (2008) Temporally stable abundance-occupancy relationships and occupancy frequency

patterns in stream insects. Oecologia, 157, 337-347.

Helmus, M. R., Bland, T. J., Williams, C. K., & Ives, A. R. (2007) Phylogenetic measures of biodiversity. The American Naturalist, 169, E68-E83.

Heltshe, J. & Forrester, N. E. (1983) Estimating species richness using the jackknife procedure. Biometrics, 39, 1-11.

Henderson, P. A. (2007) Discrete and continuous change in the fish community of the Bristol Channel in response to climate change. Journal of the Marine Biological Association, 87, 589-598.

Henderson, P. A. & Holmes, R. H. A. (1991) On the population dynamics of dab, sole and flounder within Bridgwater bay in the lower severn Estuary, England. Netherlands Journal of Sea Research, 27, 337-344.

Henderson, P. A. & Magurran, A. E. (2010) Linking species abundance distributions in numerical abundance and biomass through simple assumptions about community structure. Proceedings of the Royal Society London, published online, 277, 1561-1570.

Hendry, A. P. & Kinnison, M. T. (1999) The pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution. Evolution, 53, 1637-1653.

Hendry, A. P., Farrugia, T. J., & Kinnison, M. T. (2008) Human influences on rates of phenotypic change in wild populations. Molecular Ecology, 17, 20-29.

Hengeveld, R. (1990). Dynamic Biogeography. Cambridge University Press, Cambridge.

Hesse, R., Allee, W. C., & Schmidt, K. P. (1937) Ecological Animal Geography. Wiley, New York.

Hewitt, J. E., Anderson, M. J., & Thrush, S. F. (2005) Assessing and monitoring ecological community health in marine systems. Ecological Applications, 15, 942-953.

Hickerson, M. J., Meyer, C. P., & Moritz, C. (2006) DNA barcoding will often fail to discover new animal species over broad parameter space. Systems Biology, 55, 729-739.

Hicks, G. R. F. (1980) Structure of phytal harpacticoid copepod assemblages and the influence of habitat complexity and turbidity. Journal of experimental marine Biology and Ecology, 44, 157-192.

Hilborn, R. & Mangel, M. (1997) The Ecological Detective, Confronting Models with Data. Princeton University Press, New Jersey.

Hill, M. O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology, 54, 427-432.

Hillebrand, H. (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. The American Naturalist, 163, 192-211.

Hillebrand, H., Bennett, D. M., & Cadotte, M. W. (2008) Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. Ecology, 89, 1510-1520.

Hilt, N., Brehm, G., & Fiedler, K. (2006) Diversity and ensemble composition of geometrid moths along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. Journal of Tropical Ecology, 22, 155-166.

Hinsley, S. A., Pakeman, R., Bellamy, P. E. & Newton, I. (1996) Influences of habitat fragmentation on bird species distributions and regional population size. Proceedings of the Royal Society London, B, 263, 307-313.

Hobbs, R. J., Arico, S., Aronson, J., et al. (2006) Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. Global Ecology and Biogeography, 15, 1-7.

Hoehn, P., Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., & SteffanDewenter, I. (2008) Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. Proceedings of the Royal Society London, B, 275, 2283-2291.

Holdridge, L. R., Grenke, W. C., Hatheway, W. H., Liang, T., & Tosi, J. A. (1971) Forest Environ-

ments in Tropical Life Zones. Pergamon Press, Oxford.

Holmes, S. (2003) Bootstrapping phylogenetic trees, theory and methods. Statistical Science, 18, 241-255.

Holt, R. (2008) Theoretical perspectives on resource pulses. Ecology, 89, 671-681.

Holt, A. R., Gaston, K. J., & He, F. (2002a) Occupancyabundance relationships and spatial distribution. Basic and Applied Ecology, 3, 1-13.

Holt, A. R., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2002b) The importance of biotic interactions in abundanceoccupancy relationships. Journal of Animal Ecology, 71, 846-854.

Holt, A. R., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2004a) The importance of habitat heterogeneity, biotic interactions and dispersal in abundance-occupancy relationships. Journal of Animal Ecology, 73, 841-851.

Holt, R. D., Knight, T. M., & Barfield, M. (2004b) Allee effects, immigration, and the evolution of species' niches. The American Naturalist, 163, 253-262.

Holyoak, M., Jarosik V., & Novak, I. (1997) Weatherinduced changes in moth activity bias measurement of long-term population dynamics from light trap samples. Entomologia Experimentalis et Applicata, 83, 329-335.

Holyoak, M., Leibold, M., & Holt, R. (2005) Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities. University of Chicago Press, Chicago.

Hong, S. H., Bunge, J., Jeon, S. O., & Epstein, S. S. (2006) Predicting microbial species richness. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103, 117-122.

Hooper, D. U. & Vitousek, P. M. (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. Science, 277, 1302-1305.

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setala, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs, 75, 3-35.

Horn, H. S. (1966) Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. The American Naturalist, 100, 419-424.

Horn, H. I. (1975) Markovian Properties of Forest Succession. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Horner-Devine, M. C., Lage, M., Hughes, J. B., & Bohannan, B. J.M. (2004) A taxa - area relationship for bacteria. Nature, 432, 750-753.

Hortal, J., Borges, P. A. V., & Caspar, C. (2006) Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. Journal of Animal Ecology, 75, 274-287.

Houchmandzadeh, B. (2008) Neutral clustering in a simple experimental ecological community. Physical Review Letters, Aug 15, 101(7), 078103. Epub 2008.

Huang, D., Meier, R., Todd, P. A., & Chou, L. M. (2008) Slow mitochondrial COI evolution at the base of the metazoan tree and its implications for DNA barcoding. Journal of Molecular Evolution, 66, 167-174.

Hubalek, Z. (1982) Coefficients of association and similarity, based on binary (presence-absence) data: an evaluation. Biological Reviews, 57, 669-689.

Hubbell, S. P. (2001) A Unified Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J., & De Lao, S. L. (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. Science, 283, 554.

Huber, J. A., Mark Welch, D., Morrison, H. G., Huse, S. M., Neal, P. R., Butterfield, D. A., & Sogin, M. L. (2007) Microbial population structures in the deep marine biosphere. Science, 318, 97-100.

Huelsenbeck, J. P. & Rannala, B. (1997) Maximum likelihood estimation of topology and node times using stratigraphic data. Paleobiology, 23, 174-180.

Hugenholtz, P. & Pace, N. R. (1996) Identifying microbial diversity in the natural environment: a molecular phylogenetic approach. Trends in Biotechnology, 14, 190-197.

Hughes, R. G. (1986) Theories and models of species abundance. The American Naturalist, 128, 879-899.

Hughes, J. B. (2000) The scale of resource specialization and the distribution and abundance of lycaenid butterflies. Oecologia, 123, 375-383.

Hughes, J. B., Hellmann, J. J., Ricketts, T. H., & Bohannan, B. J.M. (2000) Counting the uncountable: statistical approaches to estimating microbial diversity. Applied and Environmental Microbiology, 67, 4399-4406.

Hui, C. & McGeoch, M.A. (2007a) A self-similarity model for the occupancy frequency distribution. Theoretical Population Biology, 71, 61-70.

Hui, C. & McGeoch, M. A. (2007b) Modeling species distributions by breaking the assumption of self-similarity. Oikos, 116, 2097-2107.

Hui, C. & McGeoch, M.A. (2007c) Capturing the "droopytail" in the occupancy-abundance relationship. Ecoscience, 14, 103-108.

Hui, C. & McGeoch, M. A. (2008) Does the self-similar distribution model lead to unrealistic predictions? Ecology, 89, 2946-2952.

Hui, C., McGeoch, M. A., & Warren, M. (2006) A spatially explicit approach to estimating species occupancy and spatial correlation. The Journal of Animal Ecology, 75, 140-147.

Hui, C., Veldtman, R., & McGeoch, M. A. (2010) Measures, perceptions and scaling patterns of aggregated species distributions. Ecography, 33, 95-102.

Hurlbert, S. H. (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology, 52, 577-586.

Hurlbert, S. H. (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecological Monographs, 54, 187-211.

Hurlbert, S. H. (1990) Spatial distribution of the montane unicorn. Oikos, 58, 257-271.

Hurlbert, A. H. & Jetz, W. (2007) Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 104, 13384-13389.

Hurlbert, A. H. & White, E. P. (2005) Disparity between range map - and survey-based analyses of species richness: patterns, processes and implications. Ecology Letters, 8, 319-327.

Huston, M. A. (1979) A general hypothesis of species diversity. The American Naturalist, 113, 81-101.

Huston, M.A. (1994) Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.

Huston, M. L. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. Oecologia, 110, 449-460.

Hutchings, J. A. (2000) Collapse and recovery of marine fishes. Nature, 406, 882-885.

Hutchinson, G. E. (1957) Homage to Santa Rosalia; or why are there so many kinds of animals? The American Naturalist, 93, 145-159.

Isaac, N. J. B., Turvey, S. T., Collen, B., Waterman, C., & Baillie, J. E. M. (2007) Mammals on the

EDGE: conservation priorities based on threat and phylogeny. PLoS ONE, 2, e296.
Izsak J. (2006) Some practical aspects of fitting and testing the Zipf-Mandelbrot model - a short essay. Scientometrics, 67, 107-120.
Jablonski, D. (2000) Micro- and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology. In: Deep time – Paleobiology's Perspective, Erwin, D. H. & Wing, S. L. (eds). Paleobiology Memoir, Paleontological Society and University of Chicago Press, Chicago, pp. 15-52.
Jaccard, P. (1900) Contribution an Probleme de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, 36, 87-130.
Jaccard, P. (1901) Etude compararative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, 37, 647-579.
Jackson, S. F. & Gaston, K. J. (2008) Land use change and the dependence of national priority species on protected areas. Global Ecology and Biogeography, 14, 2132-2138.
Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., et al. (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. Science, 293, 629-638.
James, F. C. & Wamer, N. O. (1982) Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. Ecology, 63, 159-171.
Janson, S. & Vegelius, J. (1981) Measures of ecological association. Oecologia, 49, 371-376.
Jansen G, Savolainen R, & Versäläinen K. (2009) DNA barcoding as a heuristic tool for classifying undescribed Nearctic Myrmica ants (Hymenoptera: Formicidae). Zoologica Scripta, 38, 527-536.
Janzen, D. H., Hallwachs, W., Blandin, P., Burns, J. M., Cadiou, J.- M., Chacon, I., Dapkey, T., Deans, A. R., Epstein, M. E., Espinoza, B., Franclemont, J. G., Haber, W. A., Hajibabei, M., Hall, J. P. W., Hebert, P. D. N., Gauld, I. D., Harvey, D. J., Hausmann, A., Kitching, I. J., Lafontaine, D., Landry, J. -F., Lemaire, C., Miller, J. Y., Montero, J., Munroe, E., Green, C. R., Ratnasingham, S., Rawlins, J.E., Robbins, R. K., Rodriguez, J. J., Rougerie, R., Sharkey, M. J., Smith, M. A., Solis, M. A., Sullivan, J. B., Thiaucourt, .P, Wahl, D. B., Weller, S. J., Whitfield, J. B., Willmott, K. R., Wood, D. M., Woodley, N. E., & Wilson, J. J. (2009) Integration of DNA barcoding into an ongoing inventory of complex tropical biodiversity. Molecular Ecology Research, 9(Suppl. 1), 1-26.
Järvinen, O. (1982) Species-to-genus ratios in biogeography: a historical note. Journal of Biogeography, 9, 363-370.
Jetz, W. & Rahbek, C. (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. Science, 297, 1548-1551.
Johnson, J. B. & Omland, K. S. (2004) Model selection in ecology and evolution. Trends in Ecology and Evolution, 19, 101-108.
Jones, M. M., Tuomisto, H., Borcard, D., Legendre, P., Clark, D. B., & Olivas, P. C. (2008) Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. Oecologia, 155, 593-604.
Jorgensen, S. E., Xu, F. -L., Salas, F., & Marques, J.C. (eds.) (2005) Application of indicators for the assessment of ecosystem health. CRC Press, Boca Raton, FL.
Jost, L. (2006) Entropy and diversity. Oikos, 113, 363-375.
Jost, L. (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. Ecology, 88, 2427-2439.
Jost, L. (2008) GST and its relatives do not measure differentiation. Molecular Ecology, 17, 4015-4026.
Jost, L. (2009) Mismeasuring biological diversity: response to Hoffman and Hoffman (2008).

Ecological Economics, 68, 925-927.

Jost, L., DeVries, P., Walla, T., Greeney, H., Chao, A., & Ricotta, C. (2010) Partitioning diversity for conservation analyses. Diversity and Distributions, 16, 65-76.

Jurasinski, G., Retzer, V., & Beierkuhnlein, C. (2009) Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. Oecologia, 159, 15-26.

Karjalainen, J., Rahkola, M., Viljanen, M., Andronikova, I. N., & Avinskii, V. A. (1996) Comparison of methods used in zooplankton sampling and counting in the joint Russian-Finnish evaluation of the trophic state of Lake Ladoga. Hydrobiologia, 322, 249-253.

Kearney, M. & Porter, W. P. (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. Ecology Letters, 12, 334-350.

Keating, K. A. & Quinn, J. F. (1998) Estimating species richness: the Michaelis-Menten model revisisted. Oikos, 81, 411-416.

Keddy, P. A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science, 3, 157-164.

Kelly, A. E. & Goulden, M. L. (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 105, 11823-11826.

Kembel, S. W. & Hubbell, S. P. (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. Ecology, 87, S86-S99.

Kempton, R. A. (1979) The structure of species abundance and measurement of diversity. Biometrics, 35, 307-321.

Kempton, R. A. & Taylor, L. R. (1974) Log-series and lognormal parameters as diversity discriminants for Lepidoptera. Journal of Animal Ecology, 43, 381-399.

Kempton, R. A. & Taylor, L. R. (1976) Models and statistics for species diversity. Nature, 262, 818-820.

Kempton, R. A. & Taylor, L. R. (1978) The Q-statistic and the diversity of floras. Nature, 275, 252-253.

Kempton, R. A. & Wedderburn, R. W.M. (1978) A comparison of three measures of species diversity. Biometrics, 34, 25-37.

Kendrick, G. A., Holmes, K. W., & Van Niel, K. P. (2008) Multi-scale spatial patterns of three seagrass species with different growth dynamics. Ecography, 31, 191.

Kennedy, C. E. J. & Southwood, T. R. E. (1984) The number of species of insects associated with British trees: a reanalysis. Journal of Animal Ecology, 53, 455-478.

Kevan, P. G., Greco, C. F., & Belaoussoff, S. (1997) Lognormality of biodiversity and abundance in diagnosis and measuring of ecosystemic health: pesticide stress on pollinators on blueberry heaths. Journal of Applied Ecology, 34, 1122-1136.

King, T. A., Williams, J. C., Davies, W. D., & Shelton, W. L. (1981) Fixed versus random sampling of fishes in a large reservoir. Transactions of the American Fisheries Society, 110, 563-568.

Kinzig, A., Tilman, D., & Pacala, S. (2001) The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Kissling, W. D. & Carl, G. (2008) Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. Global Ecology and Biogeography, 17, 59-71.

Kitchener, A. C., Beaumont, M.A., & Richardson, D. (2006) Geographical variation in the clouded leopard, Neofelis nebulosa, reveals two species. Current Biology, 16, 2377-2383.

Kleijn, D., Baquero, R. A., Clough, Y., et al. (2006) Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. Ecology Letters, 9, 243-254.

Klein Goldewijk, K. (2001) Estimating global land use change over the past 300 years: the HYDE

database. Global Biogeochemical Cycles, 15, 417-433.

Knight, T. M., McCoy, M. W., Chase, J. M., McCoy, K. A., & Holt, R. D. (2005) Trophic cascades across ecosystems. Nature, 437, 880-883.

Kobayashi, S. & Kimura, K. (1994) The number of species occurring in a sample of a biotic community and its connections with species-abundance relationship and spatial distribution. Ecological Research, 9, 281-294.

Koch, L. F. (1957) Index of biotal dispersity. Ecology, 38, 145-148.

Kohn, M., Knauer, F., Stoffella, A., Schröder, W., & Pääbo, S. (1995) Conservation genetics of the European brown bear - a study using excremental PCR of nuclear and mitochondrial sequences. Molecular Ecology, 4, 95-103.

Kohn, M. H., Murphy, W. J., Ostrander, E. A., & Wayne, R. K. (2006) Genomics and conservation genetics. Trends in Ecology and Evolution, 21, 629-637.

Kolasa, J. (1989) Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences. Ecology, 70, 36-47.

Kolb, A., Barsch, F., & Diekmann, M. (2006) Determinants of local abundance and range size in forest vascular plants. Global Biogeochemical Cycles, 15, 237-247.

Koleff, P., Gaston, K. J., & Lennon, J. J. (2003) Measuring beta diversity for presence - absence data. Journal of Animal Ecology, 72, 367-382.

Konig, G. (1835) Die Forst-Mathematik. Beckersche Buchhandlung, Gotha.

Kosso, P. (1992) Reading the book of nature: an introduction to the philosophy of science. Cambridge University Press, Cambridge.

Kraft, N. J. B. & Ackerly, D. D. (2009) Response to Comment on "Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest". Science, 324, 1015.

Kraft, N. J. B., Cornwell, W. K., Webb, C. O., & Ackerly, D. D. (2007) Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. The American Naturalist, 170, 271-283.

Krausman, P. R. (2002) Introduction to Wildlife Management: The Basics. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.

Krebs, C. J. (1972) Ecology. Harper & Row, New York.

Krebs, C. J. (1989) Ecological Methodology. Harper and Row, New York.

Krebs, C. J. (1999) Ecological Methodology, 2nd edn. Addison Wesley Longman, Menlo Park, CA.

Kreft, H. & Jetz, W. (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104, 5925.

Kress, W. J., Erickson, D. L., Jones, F. A., Swenson, N. G., Perez, R., Sanjur, O., & Bermingham, E. (2009) Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106, 18621-18626.

Kruskal, J. (1964) Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. Phychometrika, 29, 115-129.

Kulczynski, S. (1928) Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. Bulletin international de I' Academie Polonaise des Sciences et des Lettres, Classe des sciences mathématiques et naturelles, Série B Suppl 2, 57-203.

Kunin, W. E. (1998) Extrapolating species abundance across spatial scales. Science, 281, 1513-1515.

Kunin, W. E. & Gaston, K. J. (1997) The Biology of Rarity: Causes and Consequences of Rare-Common Differences. Chapman & Hall, London.

Kuno, E. (1986) Evaluation of statistical precision and design of efficient sampling for the population estimates based on frequency of sampling. Research in Population Ecology, 28, 305-319.

Kvitrud, M. A., Riemer, S. D., Brown, R. F., Bellinger, M. R., & Banks, M. A. (2005) Pacific harbor seals (*Phoca vitulina*) and salmon: genetics presents hard numbers for elucidating predator-prey dynamics. Marine Biology, 147, 1459-1466.

Lack, D. L. (1947) Darwin's Finches. Cambridge University Press, Cambridge. Lahaye, R., van der Bank, M., Bogarin, D., Warner, J., Pupulin, F., Gogot, G., Maurin, O., Duthoit, S., Barraclough, T. G., & Savolainen, V. (2008) DNA barcoding in floras of biodiversity hotspots. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105, 2923-2928.

Laliberte, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology, 91, 299-305.

Laliberte, E. & Shipley, W. (2009) http: //ftp3.ie. freebsd.org/pub /CRAN/web /packages/FD/FD.pdf.

Lambshead, P. J. D., Platt, H. M., & Shaw, K. M. (1983) The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. Journal of Natural History, 17, 859-874.

Lamouroux, N., Doledec, S., & Gayraud, S. (2004) Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. Journal of North American Benthic Society, 23, 449-466.

Lance, G. N. & Williams, W. T. (1967) Mixed-data classificatory programs. I. Agglomerative systems. Australian Computational Journal, 1, 15-20.

Lande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. Oikos, 76, 5-13.

Lande, R., Engen, S., & Saether, B. -E. (2003) Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation. Oxford University Press, Oxford.

Lankau, R. A & Strauss, S. Y. (2007) Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community. Science, 317, 1561-1563.

Larsen, D. P., Kincaid, T. M., Jacobs, S. E., & Urquhart, N. S. (2001) Designs for evaluating local and regional scale trends. BioScience, 51, 1069-1078.

Larsen, D., Kaufmann, P., Kincaid, T., & Urquhart, N. (2004) Detecting persistent change in the habitat of salmon-bearing streams in the Pacific Northwest. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 61, 283-291.

La Sorte, F. A. & Boecklen, W. J. (2005) Temporal turnover of common species in avian assemblages in North America. Journal of Biogeography, 32, 1151-1160.

Latimer, A. M., Silander, J. A., Gelfand, A. E., Rebelo, A. G., & Richardson, D. M. (2004) Quantifying threats to biodiversity from invasive alien plants and other factors: a case study from the Cape Floristic Region. South African Journal of Science, 100, 81-86.

Lauer, T. E. & Spacie, A (2004) Space as a limiting resource in freshwater systems: competition between zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and freshwater sponges (*Porifera*). Hydrobiologia, 517, 137-145.

Lawes, J., Gilbert, J., & Masters, M. (1882) Agricultural, botanical and chemical results of experiments on the mixed herbage of permanent meadow, conducted for more than twenty years on the same land. II. The botanical results. Philosophical Transactions of the Royal Society, London B., 173, 1181-1413.

Lawton, J. H. (1990) Species richness and population dynamics of animal assemblages. Patterns in body size: abundance space. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B, 330, 283-291.

Lawton, J. H. (1999a) http: //www.worries. Oikos, 85, 190-192.

Lawton, J. H. (1999b) Are there general laws in ecology? Oikos, 84, 177-192.

Lawton, J. H. & Gaston, K. J. (2001) Indicator species. In: Encyclopedia of Biodiversity, Levin, S. A. (ed). Academic Press, New York, Vol. 3, pp. 437-450.

Lawton, J. H., Bignell, D. E., Bolton, B., Bloemers, G. F., Eggleton, P., Hammond, P. M., Hodda, M., Holt, R. D., Larsen, T. B., Mawdsley, N. A., Stork, N. E., Srivastava, D. S., & Watt, A. D. (1998) Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. Nature, 391, 72-76.

Legendre, P. & Legendre, L. (1998) Numerical Ecology 2nd edn. Elsevier, Amsterdam.

Legendre, P., Galzin, R., & Harmelin-Vivien, M. L. (1997) Relating behaviour to habitat: solutions to the fourthcorner problem. Ecology, 78, 547-562.

Legendre, P., Borcard, D., & Peres-Neto, P. R. (2008) Analyzing or explaining beta diversity? Comment. Ecology, 89, 3238-3244.

Leger, E. A & Forister, M. L. (2009) Colonization, abundance, and geographic range size of gravestone lichens. Basic and Applied Ecology, 10, 279-287.

Leitner, W. A & Rosenzweig, M. L. (1997) Nested speciesarea curves and stochastic sampling: a new theory. Oikos, 79, 503-512.

Lekve, K., Boulinier, T., Stenseth, N. C., Gøsaeter, J., Fromentin, J. -M., Hines, J.E., & Nichols, J. D. (2002) Spatiotemporal dynamics of species richness on coastal fish communities. Proceedings of the Royal Society London, 269, 1781-1789.

Lennon, J. J. (2000) Red-shifts and red herrings in geographical ecology. Ecography, 23, 101-113.

Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J.D., & Gaston, K. J. (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. Journal of Animal Ecology, 70, 966-979.

Lennon, J. J., Kunin, W. E., Hartley, S., & Gaston, K. J. (2007) Species distribution patterns, diversity scaling and testing for fractals in southern African birds. In: Scaling Biodiversity, Storch, D., Marquet, P. A., & Brown, J. H. (eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 51-76.

Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2008) Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. PLoS Biology, 6, e28 (1-7).

Lepš, J. & Smilauer, P. (2003) Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge.

Lepš, J., de Bello, F., Lavorel, S., & Berman, S. (2006) Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. Preslia, 78, 481-501.

le Roux, P. C. & McGeoch, M. A. (2008) Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. Global Change Biology, 14, 2950-2962.

Li, R., Fan, W., Tian, G., Zhu, H., He, L., Cai, J., Huang, Q., Cai, Q., Li, B., Bai, Y., Zhang, Z., Zhang, Y., Wang, W., Li, J., Wei, F., Li, H., Jian, M., Li, J., Zhang, Z., Nielsen, R., Li, D., Gu, W., Yang, Z., Xuan, Z., Ryder, O. A., Leung, F. C. C., Zhou, Y., Cao, J., Sun, X., Fu, Y., Fang, X., Guo, X., Wang, B., Hou, R., Shen, F., Mu, B., Ni, P., Lin, R., Qian, W., Wang, G., Yu, C., Nie, W., Wang, J., Wu, Z., Liang, H., Min, J., Wu, Q., Cheng, S., Ruan, J., Wang, M., Shi, Z., Wen, M., Liu, B., Ren, X., Zheng, H., Dong, D., Cook, K., Shan, G., Zhang, H., Kosiol, C., Xie, X., Lu, Z., Zheng, H., Li, Y., Steiner, C., Lam, T., Lin, S., Zhang, Q., Li, G., Tian, J., Gong, T., Liu, H., Zhang, D., Fang, L., Ye, C., Zhang, J., Hu, W., Xu, A., Ren, Y., Zhang, G., Bruford, M. W., Li, Q., Ma, L., Guo, Y., An, N., Hu, Y., Zheng, Y., Shi, Y., Li, Z., Liu, Q., Chen, Y., Zhao, J., Qu, N., Zhao, S., Tian, F., Wang, X., Wang, H., Xu, L., Liu, X., Vinar, T., Wang, Y., Lam, T.-W., Yiu, S.-M., Liu, S., Zhang, H., Li, D., Huang, Y, Wang, X., Yang, G., Jiang, Z., Wang, J., Qin, N., Li, L., Li, J., Bolund, L., Kristiansen, K., Wong, G. K.-S., Olson, M., Zhang, X., Li, S., Yang, H., Wang, J., &

Wang, J. (2010). The sequence and de novo assembly of the giant panda genome. Nature, 463, 311-317.

Lichstein, J. W., Simons, T. R., Shriner, S. A., & Franzreb, K. E. (2003) Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. Ecological Monographs, 72, 445-463.

Limpert, E., Stahel, W. A., & Abbt, M. (2001) Log-normal distributions across the sciences: keys and clues. BioScience, 51, 341-352.

Liu, W. T., Marsh, T. L., Cheng, H., & Forney, L. J. (1997) Characterization of microbial diversity by determining terminal restriction fragment length polymorphisms of genes encoding 16S rRNA. Applied and Environmental Microbiology, 63, 4516-4522.

Locke, J. W. (1994) Statistical measurement control. In: Quality and Statistics: Total Quality Management, Kowalewski, M. J. (ed). ASTM Philadelphia, PA, pp. 30-42.

Loehle, C. (2006) Species abundance distributions result from body size-energetics relationships. Ecology, 87, 2221-2226.

Loehle, C. & Hansen, A. (2005) Community structure and scaling relations for the avifauna of the US pacific and inland northwest. Ecological Complexity, 2, 59-70.

Loh, J., Green, R. E., Ricketts, T., Lamoreux, J., Jenkins, M., Kapos, V., & Randers, J. (2005) The Living Planet Index: using species population time series to track trends in biodiversity. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B, 360, 289-295.

Longino, J. T., Coddington, J., & Colwell, R. K. (2002) The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. Ecology, 83, 689-702.

Lopez, J. V., Culver, M., Stephens, J. C., Johnson, W. E., & O'Brien, S. J. (1997) Rates of nuclear and cytoplasmic mitochondrial DNA sequence divergence in mammals. Molecular Biology and Evolution, 14, 277-286.

Loreau, M. (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B, 365, 49-60.

Loreau, M., Naeem, S., & Inchausti, P. (2002) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives. Oxford University Press, Oxford.

Luck, G. W. (2007) A review of the relationships between human population density and biodiversity. Biological Reviews, 82, 607-645.

Lukhtanov, V. A., Sourakov, A., Zakharo'v, E. V., & Hebert, P. D.N. (2009) DNA barcoding Central Asian butterflies: increasing geographical dimension does not significantly reduce the success of species identification. Molecular Ecology and Research, 9, 1302-1310.

Lynch, M. & Lande, R. (1993) Evolution and extinction in response to environmental change. In: Biotic Interactions and Global Change, Kareiva, P. M., Kingsolver, J. G., & Huey, R. B. (eds). Sinauer Associates, Sunderland, pp. 234-250.

Lyons, J. (1986) Capture efficiency of a beach seine for seven freshwater fishes in a north-temperate lake. North American Journal of Fisheries Management, 6, 288-289.

Mabunda, D., Pienaar, D. J., & Verhoef, J. (2003) The Kruger National Park: a century of management and research. In: The Kruger Experience: Ecology and Management of Savanna Heterogeneity, DuToit, J. T., Rogers, K. H., & Biggs, H. C. (eds). Island Press, Washington, pp. 3-21.

MacArthur, R. (1957) On the relative abundance of bird species. Proceedings of the National Academy of Sciences, 43, 293-295.

MacArthur, R. (1960) On the relative abundance of species. The American Naturalist, 94, 25-36.

MacArthur, R. H. (1965) Patterns of species diversity. Biological Reviews, 40, 510-533.

MacArthur, R.H. (1972) Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. Princeton

University Press, Princeton, NJ.

MacArthur, R. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. The American Naturalist, 101, 377-385.

MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967) The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Mace, G.M & Baillie, J. E. M. (2007) The 2010 biodiversity indicators: challenges for science and policy. Conservation Biology, 21, 1406-1413.

Mace, G. M., Collar, N. J., Gaston, K. J., Hilton-Taylor, C., Akçakaya, H. R., Leader-Williams, N., Milner-Gulland, E. J., & Stuart, S. N. (2008) Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. Conservation Biology, 22, 1424-1442.

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S, Royle, J. A, & Langtimm, C. A. (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology, 83, 2248-2255.

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G., & Franklin, A. B. (2003) Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. Ecology, 84, 2200-2207.

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., & Hines, J. E. (2006) Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence. Academic Press, San Diego.

MacNally, R. (2007) Use of the abundance spectrum and relative-abundance distributions to analyze assemblage change in massively altered landscapes. The American Naturalist, 170, 319-330.

Magurran, A. E. (1988) Ecological Diversity and its Measurement. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Magurran, A. E. (2004) Measuring Biological Diversity. Blackwell Science, Oxford.

Magurran, A. E. (2005) Evolutionary Ecology: The Trinidadian Guppy. Oxford University Press, Oxford.

Magurran, A. E. (2007) Species abundance distributions over time. Ecology Letters, 10, 347-354.

Magurran, A. E. (2008) Diversity over time. Folia Geobotanica, 43, 319-327.

Magurran, A. E. (2009) Threats to freshwater fish. Science, 325, 1215-1216.

Magurran, A. E., Baillie, S. R., Buckland, S. T., Dick, J. McP., Elston, D. A., Scott, E. M., Smith, R. I., Somerfield, P. J., & Watt, A. D. (2010) Long-term data sets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. Trends in Ecology and Evolution, in press.

Magurran, A. E. & Henderson, P. A. (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. Nature, 422, 714-716.

Magurran, A. E. & Phillip, D. A. T. (2001) Implications of species loss in freshwater fish assemblages. Ecography, 24, 645-650.

Mandelbrot, B. B. (1963) New methods in statistical economics. Journal of Political Economy, 71, 421-440.

Mandelbrot, B. B. (1982) The fractal geometry of nature. W. H. Freeman and Co, New York.

Manly, B. F. J. (1991) Randomisation and Monte Carlo Methods in Biology. Chapman & Hall, London.

Manly, B. F. J. (2004) Multivariate Statistical Methods: A Primer. Chapman & Hall/CRC.

Manley, P. N., Zielinski, W. J., Schlesinger, M. D., & Mori, S. R. (2004) Evaluation of a multiple-species approach to monitoring species at the ecoregional scale. Ecological Applications, 14, 296-310.

Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. Cancer Research, 27, 209-220.

Mao, C. X. & Colwell, R. K. (2005) Estimation of species richness: mixture models, the role of rare species, and inferential challenges. Ecology, 86, 1143-1153.

Mao, C. X. & Li, J. (2009) Comparing species assemblages via species accumulation curves. Biometrics, 65, 1063-1067.

Mao, C. X., Colwell, R. K., & Chang, J. (2005) Estimating species accumulation curves using mixtures. Biometrics, 61, 433-441.

Marques, T. A., Thomas, L., Fancy, S. G., & Buckland, S. T. (2007) Improving estimates of bird density using multiple covariate distance sampling. The Auk, 124, 1229-1243.

Marquet, P.A., Keymer, J. A., & Hernan, C. (2003) Breaking the stick in space: of niche models, metacommunities and patterns in the relative abundance of species. In: Macroecology: Concepts and Consequences, Blackburn, T. M. & Gaston, K. J. (eds). Blackwell Science, Oxford, pp. 64-86.

Marriott, E. (2002) The Plague Race. A Tale of Fear, Science and Heroism. Picador, London.

Marshall, C. R. (1990) Confidence intervals on stratigraphic ranges. Paleobiology, 16, 1-10.

Marshall, C. R. (1994) Confidence intervals on stratigraphic ranges: partial relaxation of the assumption of randomly distributed fossil horizons. Paleobiology, 20, 459-469.

Marshall, C. R. (1995) Distinguishing between sudden and gradual extinctions in the fossil record: predicting the position of the iridium anomaly using the ammonite fossil record on Seymour Island, Antarctica. Geology, 23, 731-734.

Marshall, C. R. (1997) Confidence intervals on stratigraphic ranges with nonrandom distributions of fossil horizons. Paleobiology, 23, 165-173.

Marshall, C. R. & Ward, P. D. (1996) Sudden and gradual molluscan extinctions in the latest Cretaceous of western European Tethys. Science, 274, 1360-1363.

Martin, J., Runge, M. C., Nichols, J. D., Lubow, B. C., & Kendall, W. L. (2009) Structured decision making as a conceptual framework to identify thresholds for conservation and management. Ecological Applications, 19, 1079-1090.

Martinez, W. L. & Martinez, A. R. (2002) Computational Statistics Handbook with MATLAB. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton.

Mason, N. W.H., MacGillivray, K., Steel, J. B., & Wilson, J. B. (2003) An Index of functional diversity. Journal of Vegetation Science, 14, 571-578.

Mason, N. W.H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos, 111, 112-118.

Maurer, B. A. (1999) Untangling Ecological Complexity. University of Chicago Press, Chicago.

May, R. M. (1975) Patterns of species abundance and diversity. In: Ecology and Evolution of Communities, Cody, M. L. & Diamond, J.M. (eds). Harvard University Press Cambridge, MA, pp. 81-120.

May, R. M. (1990) Taxonomy as destiny. Nature, 347, 129-130.

May, R. M. (2007) Unanswered questions and why they matter. In Theoretical Ecology: Principles and Applications, 3rd edn, May, R. M. & McLean, A. R. (eds), pp. 205-215. Oxford University Press, Oxford.

Mayfield, M., Boni, M., Daily, G., & Ackerly, D. D. (2005) Species and functional diversity of native and human-dominated plant communities. Ecology, 86, 2365-2372.

Mazancourt, C. (2001) Consequences of community drift. Science, 293, 1772.

McDonald, R. I., Kareiva, P., & Forman, R. T. T. (2008) The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. Biological Conservation, 141, 1695-1703.

McElwain, J. C., Wagner, P. J., & Hesselbo, S. P. (2009) Fossil plant relative abundances indicate sudden loss of Late Triassic biodiversity in Greenland. Science, 324, 1554-1556.

McGeoch, M. A. (1998) The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. Biological Reviews, 73, 181-201.

McGeoch, M. A. (2007) Insects and bioindication: theory and practice. In: Insect Conservation Biology, Stewart, A. J., New, T. R., & Lewis, O. T. (eds), CABI, Wallingford, pp. 144-174.

McGeoch, M. A. & Gaston, K. J. (2002) Occupancy frequency distributions: patterns, artefacts and mechanisms. Biological Reviews, 77, 311-331.

McGeoch, M. A., Van Rensburg, B. J., & Botes, A. (2002) The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. Journal of Applied Ecology, 39, 661-672.

McGeoch, M. A., Kalwij, J. M., & Rhodes, J. I. (2009) A spatial assessment of Brassica napus gene flow potential to wild and weedy relatives in the Fynbos Biome. South African Journal of Science, 105, 109-115.

McGeoch, M. A., Schroeder, M., Ekbom, B., & Larsson, S. (2007) Saproxylic beetle diversity in a managed boreal forest: importance of stand characteristics and forestry conservation measures. Diversity & Distributions, 13, 418-429.

McGill, B. (2003a) Does Mother Nature really prefer rare species or are log-left-skewed SADs a sampling artefact? Ecology Letters, 6, 766-773.

McGill, B. J. (2003b) A test of the unified neutral theory of biodiversity. Nature, 422, 881-885.

McGill, B. J. (2003c) Strong and weak tests of macroecological theory. Oikos, 102, 679-685.

McGill, B. J. (2006) A renaissance in the study of abundance. Ecology, 314, 770-772.

McGill, B. J. (2010) Towards a unification of unified theories of biodiversity. Ecology Letters, 13, 627-642.

McGill, B. & Collins, C. (2003) A unified theory for macroecology based on spatial patterns of abundance. Evolutionary Ecology Research, 5, 469-492.

McGill, B. J. & Nekola, J. C. (2010) Mechanisms in macroecology: AWOL or purloined letter? Towards a pragmatic view of mechanism. Oikos, 119, 591-603.

McGill, B. J., Hadly, E. A., & Maurer, B. A. (2005) Community inertia of quaternary small mammal assemblages in North America. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102, 16701-16706.

McGill, B. J., Maurer, B. A., & Weiser, M. D. (2006a) Empirical evaluation of the neutral theory. Ecology, 87, 1411-1423.

McGill, B. J ., Enquist, B. J ., Weiher, E., & Westoby, M. (2006b) Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology and Evolution, 21, 178-185.

McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L., He, F., Hurlbert, A. H., Magurran, A. E., Marquet, P.A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugland, K. I., & White, E. P. (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. Ecology Letters, 10, 995-1015.

McGowan, A. J. & Smith, A. B. (2008) Are global Phanerozoic marine diversity curves truly global? A study of the relationship between regional rock records and global Phanerozoic marine diversity. Paleobiology, 34, 80-103.

McIntire, E. J. B. & Fajardo, A. (2009) Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. Ecology, 90, 46-56.

McIntosh, R. P. (1962) Raunkiaer's "Law of Frequency". Ecology, 43, 533-535.

McIntosh, R. P. (1967) An index of diversity and the relation of certain concepts of diversity. Ecology, 48, 392-404.

McKinney, M. L. (2002) Influence of settlement time, human population, park shape and age, visitation and roads on the number of alien plant species in protected areas in the USA. Diversity & Distributions, 8, 311-318.

McKinney, M. L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. Biological Conservation, 127, 247-260.

McKinney, M. L. & Lockwood, J. L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends in Ecology and Evolution, 14, 450-453.

McNaughton, S. J. & Wolf, L. L. (1970) Dominance and the niche in ecological systems. Science, 167, 131-139.

McPeek, M. A. (2007) The macroevolutionary consequences of ecological differences among species. Paleontology, 50, 111-129.

McPeek, M. A. (2008) The ecological dynamics of clade diversification and community assembly. The American Naturalist, 172, E270-E284.

McPherson, J.M. & Jetz, W. (2007) Type and spatial structure of distribution data and the perceived determinants of geographical gradients in ecology: the species richness of African birds. Global Ecology and Biogeography, 16, 657-667.

McRae, B. H., Schumaker, N. H., McKane, R. B., Busing, R. T., Solomon, A. M., & Burdick, C. A. (2008) A multimoldel framework for simulating wildlife population response to land-use and climate change. Ecological Modelling, 219, 77-91.

Meier, R., Shiyang, K., Vaidya, G., & Ng, P. K. L. (2006) DNA barcoding and taxonomy in Diptera: a tale of high intraspecific variability and low identification success. Systematic Biology, 55, 715-728.

Meier, R., Zhang, G., & Ali, F. (2008) The use of mean instead of smallest interspecific distances exaggerates the size of the "Barcoding Gap" and leads to misidentification. Systematic Biology, 57, 809-813.

Mercado-Silva, N. & Escandon-Sandoval, D. S. (2008) A comparison of seining and electrofishing for fish community bioassessment in a Mexican Atlantic slope montane river. North American Journal of Fisheries Management, 28, 1725-1732.

Milesi, C., Hashimoto, H., Running, S. W., & Nemani, R. W. (2005) Climate variability, vegetation productivity and people at risk. Global and Planetary Change, 47, 221-231.

Millar, C. D., Huynen, L., Subramanian, S., Mohandesan, E., & Lambert, D. M. (2008) New developments in ancient genomics. Trends in Ecology and Evolution, 23, 386-393.

Millennium Ecosystem Assessment. (2005) Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.

Miller, A. I. & Foote, M. (1996) Calibrating the Ordovician Radiation of marine life: implications for Phanerozoic diversity trends. Paleobiology, 22, 304-309.

Minchin, P. R. (1987) An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. Vegetatio, 69, 89-107.

Misra, M. K. & Misra, B. N. (1981) Species diversity and dominance in a tropical grassland community. Folia Geobotanica, 16, 309-316.

Monaghan, M. T., Wild, R., Elliot, M., Fujisawa, T., Balke, M., Inward, D. J. G., Lees, D. C.,

Ranaivosolo, R., Eggleton, P., Barraclough, T. G., & Vogler, A. P. (2009) Accelerated species inventory on Madagascar using coalescentbased models of species delineation. Systematic Biology, 58, 298-311.

Montroll, E. & Shlesinger, M. F. (1982) On 1/f noise and other distributions with long tails. Proceedings of the National Academy of Sciences, 79, 3380-3383.

Moodley, Y. & Bruford, M. W. (2007) Molecular biogeography: towards an integrated framework for conserving pan-African biodiversity. PLoS ONE, 5, e454.

Mooers, A. O. & Heard, S. B. (1997) Evolutionary process from phylogenetic tree shape. The Quarterly Review of Biology, 72, 31-54.

Mooers, A. O., Heard, S. B., & Chrostowski, E. (2005) Evolutionary heritage as a metric for conservation. In: Phylogeny and Conservation, Purvis, A., Brooks, T. L., & Gittleman, J. L. (eds). Oxford University Press, Oxford, pp. 120-138.

Mora, C., Tittensor, D. P., & Myers, R. A. (2008) The completeness of taxonomic inventories for describing the global diversity and distribution of marine fishes. Proceedings of the Royal Society London, B, 275, 149-155.

Moreno, C. E. & Halffter, G. (2001) Spatial and temporal analysis of α, β and γ diversity of bats in a fragmented landscape. Biodiversity and Conservation, 10, 367-382.

Morin, P. J. (1999) Community Ecology. Wiley-Blackwell, Malden, PA.

Morisita, M. (1959) Measuring of interspecific association and similarity between communities. Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E (Biolology), 3, 65-80.

Morlon, H., Chuyong, G., Condit, R., Hubbell, S., Kenfack, D., Thomas, D., Valencia, R., & Green, J. L. (2008) A general framework for the distance - decay of similarity in ecological communities. Ecology Letters, 11, 904.

Morlon, H., White, E. P., Etienne, R. S., Green, J. L., Ostling, A., Alonso, D., Enquist, B. J., He, F., Hurlbert, A., Magurran, A. E., Maurer, B. A., McGill, B. J., Olff, H., Storch, D., & Zillio T. (2009) Taking species abundance distributions beyond individuals. Ecology Letters, 12, 488-501.

Morris, P. J., Ivany, L. C., Schopf, K. M., & Brett, C. E. (1995) The challenge of paleoecological stasis: reassessing sources of evolutionary stability. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 92, 11269-11273.

Moss, D., Furse, M. T., Wright, J. F., & Armitage, P. D. (1987) The prediction of the macroinvertebrate fauna of unpolluted running-water sites in Great Britain using environmental data. Freshwater Biology, 17, 41-52.

Motomura, I. (1932) On the statistical treatment of communities. Zoological Magazine, Tokyo, 44, 379-383.

Mouchet, M., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mason, N. W. H., Tomasini, J. A., & Mouillot, D. (2008) Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. Oikos, 117, 794-800.

Mouillot, D., Mason, N. W. H., Dumay, O., & Wilson, J. B. (2005) Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. Oecologia, 142, 353-359.

Moulton, M. P. & Pimm, S. L. (1987) Morphological assortment in introduced Hawaiian passerines. Evolutionary Ecology, 1, 113-124.

Mulder, C. P. H., Uliasi, D. D., & Doak, D. F. (2001) Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interactions. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 98, 6704-6708.

Murphy, B. R. & Willis, D. W. (1996) Fisheries Techniques. American Fisheries Society, Bethesda, MD, USA.

Murray, R. D., Holling, M., Dott, H. E. M., & Vandome, P. (1998) The Breeding Birds of South-East Scotland. A tetrad atlas 1988-1994. The Scottish Ornithologists Club, Edinburgh.

Murray, B. R., Rice, B. L., Keith, D. A., Myerscough, P. J., Howell, J., Floyd, A. G., Mills, K., & Westoby, M. (1999) Species in the tail of rank-abundance curves. Ecology, 80, 1806-1816.

Muyzer, G., Dewaal, E. C., & Uitterlinden, A. G. (1993) Profiling of complex microbial-populations by denaturing gradient gel-electrophoresis analysis of polymerase chain reaction-amplified genes-coding for 16s ribosomal-RNA. Applied and Environmental Microbiology, 59, 695-700.

Nachman, G. (1981) A mathematical model of the functional relationship between density and spatial distribution of a population. Journal of Animal Ecology, 50, 453-460.

Nachman, G. (1984) Estimates of mean population density and spatial distribution of Tetranychus urticae (Acarina: Tetranychidae) and Phytoseiulus persimilis (Acarina: Phytoseiidae) based upon the proportion of empty sampling units. Journal of Applied Ecology, 21, 903-913.

Naeem, S., Bunker, D. E., Hector, A., Loreau, M., & Perrings, C. (2009) Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective. Oxford University Press, Oxford.

Nakatsu, C. H. (2007) Soil microbial community analysis using denaturing gradient gel electrophoresis. Soil Science Society of America Journal, 71, 562-571.

Nanney, D. L. (2004) No trivial pursuit. BioScience, 54, 720-721.

National Research Council. (2000) Ecological Indicators for the Nation. National Academy Press, Washington, DC.

Natural communities: structure and dynamics. Philosophical Transactions of the Royal Society, London Lond. B., 351, 1113-1129.

Nee, S. (2003) The unified phenomenological theory of biodiversity. In: Macroecology: Concepts and Consequences, Blackburn, T. M. & Gaston, K. J. (eds). Blackwell Science, Oxford, pp. 31-44.

Nee, S., Harvey, P. H., & Cotgreave, P. (1992) Population persistence and the natural relationship between body size and abundance. In: Conservation of Biodiversity for Sustainable Development, Sandlund, O. T., Hindar, K., & Brown, A. H. D. (eds). Scandavanian University Press, Oslo, pp. 124-136.

Nemani, R., Keeling, C. D., Hashimoto, H., Jolly, W. M., Piper, S. C., Tucker, C. J., Myneni, R. B., & Running, S. W. (2003) Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. Science, 300, 1560-1563.

Newson, S. E., Woodburn, R., Noble, D. G., & Baillie, S. R. (2005) Evaluating the breeding bird survey for producing national population size and density estimates. Bird Study, 52, 42-54.

Newson, S. E., Evans, K. L., Noble, D. G., Greenwood, J. J. D., & Gaston, K. J. (2008) Use of distance sampling to improve estimates of national population sizes for common and widespread breeding birds in the UK. Journal of Applied Ecology, 45, 1330-1338.

Nicholls, H. (2009) Darwin 200: Let's make a mammoth. Nature, 456, 310-314.

Nixon, K. C. & Wheeler, Q. D. (1992) Measures of phylogenetic diversity. In: Extinction and Phylogeny, Novacek, M. J. & Wheeler, Q. D. (eds). Columbia University Press, New York, pp. 216-234.

Norden, N., Chazdon, R., Chao, A., Jiang, Y. H., & Vilchez-Alvarado, B. (2009) Resilience of tropical rain forests: rapid tree community reassembly in secondary forests. Ecology Letters, 12, 385-394.

Nusslein, K. & Tiedje, J. M. (1999) Soil bacterial community shift correlated with change from forest to pasture vegetation in a tropical soil. Applied and Environmental Microbiology, 65, 3622-3626.

Ochiai, A. (1957) Zoogeographic studies on the soleoid fishes found in Japan and its neighboring

regions. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 22, 526-530.

O'Dwyer, J. P., Lake, J. K., Ostling, A., Savage, V. M., & Green, J. L. (2009) An integrative framework for stochastic size-structured community assembly. Proceedings of the National Academy of Science, 106, 6170-6175.

Ogutu, J. O. & Owen-Smith, N. (2003) ENSO, rainfall and temperature influences on extreme population declines among African savanna ungulates. Ecology Letters, 6, 412-419.

O'Hara, R. B. (2005) Species richness estimators: how many species can dance on the head of a pin. Journal of Animal Ecology, 74, 375-386.

Oksanen, J., Kindt, R., Legendre , P., O'Hara , B., Simpson, G.L., & Stevens, M. H. H. (2008) vegan: Community Ecology Package. In: R package version. http: //cran.r-project.org.

Olden, J. D. (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for convervation biogeography. Journal of Biogeography, 33, 2027-2039.

Olsen, G. J., Lane, D. J., Giovannoni, S. J., Pace, N. R., & Stahl, D. A. (1986) Microbial ecology and evolution - a ribosomal-RNA approach. Annual Review of Microbiology, 40, 337-365.

Olson, V. A., Davies, R. G., Orme, C. D. L., Thomas, G. H., Meiri, S., Blackburn, T. M., Gaston, K. J., Owens, I. P. F., & Bennett, P. M. (2009) Global biogeography and ecology of body size in birds. Ecology Letters, 12, 249-259.

Oremland, R. S., Capone, D. G., Stolz, J. F., & Fuhrman, J. (2005) Whither or wither geomicrobiology in the era of 'community metagenomics'. Nature Reviews Microbiology, 3, 572-578.

Osborn, A. M., Moore, E. R. B., & Timmis, K. N. (2000) An evaluation of terminal-restriction fragment length polymorphism (T-RFLP) analysis for the study of microbial community structure and dynamics. Environmental Microbiology, 2, 39-50.

Øvreås, L. (2000) Population and community level approaches for analyzing microbial diversity in natural environments. Ecology Letters, 3, 236-251.

Ovreas L. & Torsvik, L. (1998) Microbial diversity and community structure in two different agricultural soil communities. Microbial Ecology, 36, 303-315.

Øvreås, L., Daae, F. L., Torsvik, V., & Rodriguez-Valera, F. (2003) Characterization of microbial diversity in hypersaline environments by melting profiles and reassociation kinetics in combination with terminal restriction fragment length polymorphism (T-RFLP). Microbial Ecology, 46, 291-301.

Owen-Smith, N., Kerley, G. I. H., Page, B., Slotow, R., & van Aarde, R. J. (2006) A scientific perspective on the management of elephants in the Kruger National Park and elsewhere. South African Journal of Science, 102, 389-394.

Pace, N. R. (1997) A molecular view of microbial diversity and the biosphere. Science, 276, 734-740.

Pace, N. R., Stahl, D. A., Lane, D. J., & Olsen, G. J. (1986) The analysis of natural microbial-populations by ribosomal-RN A sequences. Advances in Microbial Ecology, 9, 1-55.

Packer, L., Gibbs, J., Sheffield, C., & Hanner, R. (2009) DNA barcoding and the mediocrity of morphology. Molecular Ecology and Research, 9(Suppl. 1), 42-50.

Palomares, F., Godoy, J. A., Piriz, A., O'Brien, S. J., & Johnson, W. E. (2002) Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: design and feasibility of the Iberian Lynx. Molecular Ecology, 11, 2171-2182.

Palumbi, S. R. & Cipriano, F. (1998) Species identification using genetic tools: the value of nuclear and mitochondrial gene sequences in whale conservation. The Journal of Heredity, 89, 459-464.

Pan, H. Y., Chao, A., & Foissner, W. (2009) A nonparametric lower bound for the number of species shared by multiple communities. Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics, 14, 452-468.

Pardo, L. (2006) Statistical Inference Based on Divergence Measures. Chapman & Hall/CRC, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL.

Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 37, 637-669.

Parr, C. L. & Chown, S. L. (2003) Burning issues for conservation: a critique of faunal fire research in Southern Africa. Austral Ecology, 28, 384-395.

Parr, C. L., Robertson, H. G., Biggs, H. C., & Chown, S. L. (2004) Response of African savanna ants to longterm fire regimes. Journal of Applied Ecology, 41, 630-642.

Parsons, R. F. & Cameron, D. G. (1974) Maximum plant species diversity in terrestrial communities. Biotropica, 6, 202-203.

Parsons, K. M., Piertney, S. B., Middlemas, S. J., Hammond, P. S., & Armstrong, J. D. (2005) DNA-based identification of salmonid prey species in seal faeces. Journal of Zoology, 266, 275-281.

Passmore, A. J., Jarman, S. N., Swadling, K. M., Kawaguchi, S., McMinn, A., & Nicol, S. (2006) DNA as a dietary biomarker in Antarctic krill, Euphausia superba. Journal of Marine Biotechnology, 8, 686-696.

Patrício, J., Salas, F., Pardal, M. A., Jørgensen, S. E., & Marques, J.C. (2006) Ecological indicators performance during a re-colonisation field experiment and its compliance with ecosystem theories. Ecological Indicators, 6, 43-57.

Patuxent Wildlife Research Center (2001) Breeding Bird Survey FTP site. URL ftp: //www. mp2-pwrc.usgs.gov/pub/bbs/Datafiles/.

Pausas, J. G. & Verdú, M. (2008) Fire reduces morphospace occupation in plant communities. Ecology, 89, 2181-2186.

Pautasso, M. & Gaston, K. J. (2005) Resources and global avian assemblage structure in forests. Ecology Letters, 8, 282-289.

Pavoine, S., Ollier, S., & Pontier, D. (2005a) Measuring diversity from dissimilarities with Rao's quadratic entropy: are any dissimilaries suitable? Theoretical Population Biology, 67, 231-239.

Pavoine, S., Ollier, S., & Dufour, A. B. (2005b) Is the originality of a species measurable? Ecology Letters, 8, 579-586.

Pavoine, S., Love, M., & Bonsall, M. B. (2009) Hierarchical partitioning of evolutionary and ecological patterns in the organization of phylogenetically-structured species assemblages: application to rockfish (genus: Sebastes) in the Southern California Bight. Ecology Letters, 12, 898-908.

Payton, M. E., Greenstone, M. H., & Schenker, N. (2003) Overlapping confidence intervals or standard error intervals: What do they mean in terms of statistical significance? 6 pp. Journal of Insect Science, 3, 34, available online: insectscience.org/3.34.

Pearson, T. H. (1975) The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea-loch system on the west coast of Scotland. IV. Changes in the benthic fauna attributable to organic enrichment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 20, 1-41.

Pease, C. M. (1988) Biases in the survivorship curves of fossil taxa. Journal of Theoretical Biology, 130, 31-48.

Peet, R. K. (1974) The measurement of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 5, 285-307.

Perry, J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A. & Citron-Pousty, S. (2002) Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. Ecography, 25, 578.

Perry, J. N. & Woiwod, I. P. (1992) Fitting Taylor's power law. Oikos, 65, 538-542.

Perry, J. N. & Taylor, L. R. (1985) Ades: new ecological families of species-specific frequency distributions that describe repeated spatial samples with an intrinsic power-law variance-mean property. Journal of Animal Ecology, 54, 931-953.

Perry, J. N. & Taylor, L. R. (1986) Stability of real interacting populations in space and time: implications, alternatives and the negative binomial kc. Journal of Animal Ecology, 55, 1053-1068.

Pertoldi, C., Wojcik, J. M., Malgorzata, T., Kawalko, A., Kristensen, T. N., Loeschcke, V., Gregersen, V. R., Coltman, D., Wilson, G. A., Randi, E., Henryon, M., & Bendixen, C. (2009) Genome variability in European and American bison detected using the BovineSNP50 BeadChip. Conservation Genetics, 11, 627-634. doi: 10.1007 /s10592--009-9977-y.

Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community' composition. Ecology Letters, 5, 402-411.

Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2004) How do different measures of functional diversity perform? Ecology, 85, 847-857.

Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecology Letters, 9, 741-758.

Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2007) Dendrograms and measuring functional diversity. Oikos, 116, 1422-1426.

Petchey, O. L., O'Gorman, E. J., & Flynn, D. F. B. (2009) A functional guide to functional diversity measures. In: Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective, Naeem, S., Bunker, D. E., Hector, A., Loreau, M., & Perrings, C. (eds). Oxford University Press, Oxford, pp. 49-59.

Peters, S. E. (2006) Genus extinction, origination, and the durations of sedimentary hiatuses. Paleobiology, 32, 387-407.

Peters, S. E. & Foote, M. (2002) Determinants of extinction in the fossil record. Nature, 416, 420-424.

Peterson, J. T. & Paukert, C. P. (2009) Converting nonstandard fish sampling data to standardized data. In: Standard Methods for Sampling North American Freshwater Fishes, Bonar, S. A., Hubert, W. A., & Willis, D. W. (eds). American Fisheries Society, Bethesda, MD.

Phillips, J. (1860) Life on Earth: its Origin and Succession. Macmillan, Cambridge.

Phillip, D. A. (1998) Biodiversity of freshwater fishes of Trinidad and Tobago, West Indies. In: School of Biology. University of St Andrews, St Andrews, p. 99.

Pianka, E. R. (1989) Latitudinal gradients in species diversity. Trends in Ecology and Evolution, 4, 223.

Pielou, E. C. (1975) Species abundance distributions. In: Ecological Diversity. Wiley Interscience, New York, pp. 19-31.

Pielou, E. C. (1977) Mathematical Ecology. Wiley, New York.

Pillans, S., Ortiz, J. C., Pillans, R. D., & Possingham, H. P. (2007) The impact of marine reserves on nekton diversity and community composition in subtropical eastern Australia. Biological Conservation, 136, 455-469.

Piña-Alguilar, R. E., Lopez-Saucedo, J., Sheffield, R., RuizGalaz, L. I., Barroso-Padilla, J. J., & Gutiérrez-Gutiérrez, A. (2009) Revival of extinct species using nuclear transfer: hope for the mammoth, true for the Pyrenean ibex, but is it time for "conservation cloning". Cloning and Stem Cells, 11, 341-346.

Piñeyro-Nelson, A., Van Heerwaarden, J., Perales, H. R. et al. (2009) Transgenes in Mexican maize: molecular evidence and methodological considerations for GMO detection in landrace

populations. Molecular Ecology, 18, 750-761.
Platt, J. R. (1964) Strong inference. Science, 146, 347-353.
Platt, H. M., Shaw, K. M., & Lambshead, P. J.D. (1984) Nematode species abundance patterns and their use in the detection of environmental perturbations. Hydrobiologia, 118, 59-66.
Plotkin, J. B. & Muller-Landau, H. C. (2002) Sampling the species composition of a landscape. Ecology, 83, 3344-3356.
Podani, J. (2005) Multivariate exploratory data analysis of ordinal data in ecology: pitfalls, problems and solutions. Journal of Vegetation Science, 16, 497-510.
Podani, J. & Schmera, D. (2006) On dendrogram-based measures of functional diversity. Oikos, 115, 179-185.
Podani, J. & Schmera, D. (2007) How should a dendrogram based measure of functional diversity function? A rejoinder to Petchey and Gaston. Oikos, 116, 1427-1430.
Poff, N. L., Olden, J. D., Vieira, N. K. M., Finn, D. S., Simmons, M. P., & Kondratieff, B. C. (2006) Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. Journal of North American Benthic Society, 25, 730-755.
Pollard, E. (1979) A national scheme for monitoring the abundance of butterflies. The first three years. Proceedings and Transactions of the British Entomological and Natural History Society, 12, 77-90.
Poon, E. L. & Margules, C. R. (2004) Searching for new populations of rare plant species in remote locations. In: Sampling Rare or Elusive Species, Thompson, W. L. (ed). Island Press, Washington, DC, pp. 189-207.
Poos, M. S., Walker, S. C., & Jackson, D. A. (2009) Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. Ecology, 90, 341-347.
Popper, K. R. (1959) The Logic of Scientific Discovery. Hutchinson.
Porter, W. P., Sabo, J. L., Tracy, C. R., Reichman, O. J., & Ramankutty, N. (2002) Physiology on a landscape scale: plant-animal interactions. Integrative and Comparative Biology, 42, 431-453.
Pradel, R. (1996) Utilization of Capture-Mark-Recapture for the study of recruitment and population growth rate. Biometrics, 52, 703-709.
Prendergast, J. R., Quinn, R. M., Lawton, J. H., Eversham, B. C., & Gibbons, D. W. (1993) Rare Species, the Coincidence of Diversity Hotspots and Conservation Strategies. Nature, 365, 335-337.
Press, W. H., Teukolsky, S. A., Vetterling, W. T., & Flannery, B. P. (2007) Numerical Recipes: The Art of Scientific Computing. Cambridge University Press, Cambridge.
Preston, F. W. (1948) The commonness and rarity of species. Ecology, 29, 254-283.
Preston, F. W. (1960) Time and space and the variation of species. Ecology, 41, 612-627.
Preston, F. W. (1962) The canonical distribution of commonness and rarity: Parts 1 and 2. Ecology, 43, 185-215, 410-432.
Price, P. W., Diniz, I. R., Morais, H. C., & Marques, E. S. A. (1995) The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. Biotropica, 27, 468-478.
Primack, R. B. (1998). Essentials of Conservation Biology, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
Pueyo, S. (2006) Diversity: between neutrality and structure. Oikos, 112, 392-405.
Pueyo, Y., Alados, C. L., & Ferrer-Benimeli, C. (2006) Is the analysis of plant community structure better than common species-diversity indices for assessing the effects of livestock grazing on a Mediterranean arid ecosystem? Journal of Arid Environments, 64, 698-712.
Purvis, A. & Hector, A. (2000) Getting the measure of biodiversity. Nature, 405, 212-219.

Pybus, O. G. & Harvey, P. H. (2000) Testing macroevolutionary models using incomplete molecular phylogenies. Proceedings of the Royal Society London, B, 267, 2267-2272.

Quince, C., Curtis, T. P., & Sloan, W. T. (2008) The rational exploration of microbial diversity. The ISME Journal, 2, 997-1006.

Quince, C., Lanzen, A., Curtis, T. P., Davenport, R. J., Hall, N., Head, I. M., Read, L. F., & Sloan, W. T. (2009) Accurate determination of microbial diversity from 454 pyrosequencing data. Nature Methods 6, 639-641.

Quinn, G. P. & Keough, M. J. (2002) Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge University Press, Cambridge.

R Development Core Team. (2005) R: A Language and Enviornment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rabeni, C. F., Peterson, J. T., Lyons, J., & Mercado-Silva, N. (2009) Sampling fish in warmwater wadeable streams. In: Standard Methods for Sampling North American Freshwater Fishes, Bonar, S. A., Hubert, W. A., & Willis, D. W. (eds). American Fisheries Society, Bethesda.

Rabinowitz, D. (1981) Seven forms of rarity. In: Biological Aspects of Rare Plant Conservation, Synge, H. (ed.). Wiley, Chichester, pp. 205-217.

Rabinowitz, D., Cairns, S., & Dillon, T. (1986) Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity, Soule, M. J. (ed). Sinauer, Sunderland, MA, pp. 182-204.

Rahbek, C. & Graves, G. R. (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 98, 4534-4539.

Rand, T. A., Tylianakis, J. M., & Tscharntke, T. (2006) Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. Ecology Letters, 9, 603-614.

Rangel, T., Diniz-Filho, J. A. F., & Bini, L. M. (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. Global Ecology and Biogeography, 15, 321-327.

Ranjard, L., Poly, F., Combrisson, J., Richaume, A., Gourbiere, F., Thioulouse, J., & Nazaret, S. (2000) Heterogeneous cell density and genetic structure of bacterial pools associated with various soil microenvironments as determined by enumeration and DNA fingerprinting approach (RISA). Microbial Ecology, 39, 263-272.

Rao, C. R. (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. Theoretical Population Biology, 21, 24-43.

Rapoport, E. H. 1982. Areography: Geographical Strategies of Species. Pergamon, Oxford.

Ratnasingham, S. & Hebert, P. D. N. (2007) BOLD: the barcode of life data system (www.barcodinglife.org). Molecular Ecology Notes, 7: 355-364.

Raunkaier, C. (1909) Formationsundersogelse og Formationsstatistik. Svensk Botanisk Tidskrift, 30, 120-132.

Raunkaier, C. (1934) Life Forms and Statistical Plant Geography. Oxford University Press, Oxford.

Raup, D. M. (1975) Taxonomic diversity estimation using rarefaction. Paleobiology, 1, 333-342.

Raup, D. M. (1978) Cohort analyses of generic survivorship. Paleobiology, 4, 1-15.

Raup, D. M. (1979) Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications. Science, 206, 217-218.

Raup, D. M. (1991) A kill curve for Phanerozoic marine species. Paleobiology, 17, 37-48.

Raup, D. M. & Boyajian, G. E. (1988) Patterns of generic extinction in the fossil record. Paleobiology, 14, 109-125.

Raup, D. M. & Sepkoski, J. J., Jr. (1982) Mass extinctions in the marine fossil record. Science, 215, 1501-1503.

Raxworthy, C. J., Pearson, R. G., Rabibisoa, N., Rakotondrazafy, A. M., Ramanamanjato, J. B., Raselimanana, A. P., Wu, S., Nussbaum, R. A., & Stone, D. A. (2008) Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. Global Change Biology, 14, 1703-1720.

Redding, D. W. & Mooers, A. O. (2006) Incorporating evolutionary measures into conservation prioritisation. Conservation Biology, 20, 1670-1678.

Redding, D. W., Hartmann, K., Mimoto, A., Bokal, D., DeVos, M., & Mooers, A. O. (2008) Evolutionarily distinctive species often capture more phylogenetic diversity than expected. Journal of Theoretical Biology, 251, 606-615.

Regan, H. M., Hierl, L. A., Franklin, J., Deutschman, D. H., Schmalbach, H. L., Winchell, C. S., & Johnson, B. S. (2008) Species prioritization for monitoring and management in regional multiple species conservation plans. Diversity & Distributions, 14, 462-471.

Reid, W. V. (1998) Biodiversity hotspots. Trends in Ecology and Evolution, 13, 275-280.

Renkonen, O. (1938) Statistisch-ökologische Untersuchungen uber die terrestrische Kaferwelt der finnischen Bruchmoore. Annale Zoologici Societatis ZoologicaeBotanicae Fennicae Vanamo, 6, 1-231.

Rice, J.C. (2000) Evaluating fishery impacts using metrics of community structure. ICES Journal of Marine Science, 57, 682-688.

Richards, P. W. (1969) Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. Biological Journal of the Linnean Society, 1, 149-153.

Richardson, D. M., Holmes, P. M., Esler, K. J., Galatowitsch, S. M., Stromberg, J. C., Kirkman, S. P., Pysek, P., & Hobbs, R. J. (2007) Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. Diversity & Distributions, 13, 126-139.

Ricklefs, R. E. (2008) Disintegration of the ecological community. The American Naturalist, 172, 741-750.

Ricklefs, R. E. & Travis, J. (1980) A morphological approach to the study of avian community organization. Auk, 97, 321-338.

Ricotta, C. (2004) A parametric diversity measure combining the relative abundances and taxonomic distinctiveness of species. Diversity & Distributions, 10, 143-146.

Ricotta, C. (2005) A note on functional diversity measures. Basic and Applied Ecology, 6, 479-486.

Ricotta, C. & Moretti, M. (2008) Quantifying functional diversity with graph-theoretical measures: advantages and pitfalls. Community Ecology, 9, 11-16.

Ricotta, C. & Szeidl, L. (2009) Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. Theoretical Population Biology, 76, 299-302.

Riitters, K. H., O'Neill, R. V., Hunsaker, C. T., Wickham, J. D., Yankee, D. H., Timmins, S. P., Jones, K. B., & Jackson, B. L. (1995) A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. Landscape Ecology, 10, 23-39.

Robbins, C. S., Bystrak, D., & Geissler, P. H. (1986) The Breeding Bird Survey: Its First Fifteen Years, 1965-1979.

Roche Diagnostics. (2009) Using Multiplex Identifier (MID) Adaptors for the GS FLX Titanium Chemistry - Basic MID Set. Technical Bulletin Genome Sequencer FLX System, Mannheim, Germany, pp. 1-11.

Rodrigues, A. S. L., Gregory, R. D., & Gaston, K. J. (2000) Robustness of reserve selection procedures under temporal species turnover. Proceedings of the Royal Society London, 267, 49-55.

Roe, A. D. & Sperling, F. A. H. (2007) Patterns of evolution of mitochondrial cytochrome c oxidase I and II DNA and implications for DNA barcoding. Molecular Phylogenetics and Evolution, 44, 325-345.

Roesch, L. F., Fulthorpe, R. R., Riva, A., Casella, G., Hadwin, A. K. M., Kent, A. D., Daroub, S. H., Camargo, F. A. O., Farmerie, W. G., & Triplett, E. W. (2007) Pyrosequencing enumerates and contrasts soil microbial diversity. The ISME Journal, 1, 283-290.

Romanov, M. N., Tuttle, E. M., Houck, M. L., Modi, W. S., Chemnick, L. G., Karody, M. L., Stremel Mork, E. M., Otten, C. A., Renner, T., Jones, K. C., Dandekar, S., Papp, J. C., Da, Y., NISC Comparative Sequencing Program, Green, E. D., Magrini, V., Hickenbotham, M. T., Glasscock, J., McGrath, S., Mardis, E. R., & Ryder, O. A. (2009) The value of avian genomics to the conservation of wildlife. BMC Genomics, 10: doi: 10.1186/1471-2164-10-S2-S10.

Romanuk, T. N. & Kolasa, J. (2001) Simplifying the complexity of temporal diversity dynamics: a differentiation approach. Ecoscience, 8, 259-263.

Rondinini, C., Wilson, K. A., Boitani, L., Grantham, H., & Possingham, H.P. (2006) Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. Ecology Letters, 9, 1136-1145.

Rondon, M. R., August, P. R., Bettermann, A. D., Brady, S. F., Grossman, T. H., Liles, M. R., Loiacono, K. A., Lynch, B. A., MacNeil, I. A., Minor, C., Tiong, C. L., Gilman, M., Osburne, M. S., Clardy, J., Handelsman, J., & Goodman, R. M. (2000) Cloning the soil metagenome: a strategy for accessing the genetic and functional diversity of uncultured microorganisms. Applied and Environmental Microbiology, 66, 2541-2547.

Rosenfeld, J. S. (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos, 98, 156-162.

Rosenzweig, M. L. (1992) Species diversity gradients: we know more and less than we thought. Journal of Mammalogy, 73, 715-730.

Rosenzweig, M. L. (1995) Species Diversity in Space and Time. Cambridge University Press, Cambridge.

Rosenzweig, M. L. (1998) Preston's ergodic conjecture: the accumulation of species in space and time. In: Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa, and Communities, McKinney, M. L. & Drake, J. A. (eds). Columbia University Press, New York, pp. 311-348.

Rosenzweig, M. L. (2003) Reconciliation ecology and the future of species diversity. Oryx, 37, 194-205.

Rosenzweig, M. L. (2004) Applying species-area relationships to the conservation of species diversity. In: Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature, Lomolino, M. V. & Heany, L. (eds). Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 325-343.

Rosenzweig, M. L., Turner, W. R. Cox, J. G., & Ricketts, T. H. (2003) Estimating diversity in unsampled habitats of a biogeographical province. Conservation Biology, 17, 864-874.

Rosewell, J., Shorrocks, B., & Edwards, K. (1990) Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. I. Aggregation. Journal of Animal Ecology, 59, 977-1001.

Rosing, M. T. & Frei, R. (2004) U-rich Archaean sea-floor sediments from Greenland - indications of > 3700 Ma oxygenic photosynthesis. Earth and Planetary Science Letters, 217, 237-244.

Rossi, R. E., Mulla, D. J., Journel, A. G., & Franz, E. H. (1992) Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. Ecological Monographs, 62, 277-314.

Roughgarden, J. (2009) Is there a general theory of community ecology Biology and Philosophy, 24, 521-529.

Routledge, R. (1979) Diversity indices: which ones are admissible? Journal of Theoretical Biology, 76, 503-515.

Routledge, R. D. & Swartz, T. B. (1991) Taylor's power law reexamined. Oikos, 60, 107-112.

Rovito, S. M., Parra-Olea, S., Vasquez-Almazan, C. R., Papenfuss, T. J., & Wake, D. B. (2009) Dramatic declines in neotropical salamander populations are an important part of the global amphibian crisis. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 106, 3231-3236.

Royal Society. (2003) Measuring Biodiversity for Conservation. The Royal Society, London.

Royle, R. A., Nichols, J. D., & Kery, M. (2005) Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. Oikos, 110, 353-359.

Rubinoff, D., Cameron, S., & Will, K. (2006) A genomic perspective on the shortcomings of mitochondrial DNA for "barcoding" identification. The Journal of Heredity, 97, 581-594.

Rusch, D. B., Halpern, A. L., Sutton, G., Heidelberg, K. B., Williamson, S., Yooseph, S., Wu, D., Eisen, J. A., Hoffman, J. M., Remington, K., Beeson, K., Tran, B., Smith, H., Baden-Tillson, H., Stewart, C., Thorpe, J., Freeman, J., Andrews-Pfannkoch, C., Venter, J.E., Li, K., Kravitz, S., Heidelberg, J. F., Utterback, T., Rogers, Y. -H., Falcon, L. I., Souza, V., Bonilla-Rosso, G., Eguiarte, L. E., Karl, D. M., Sathendranath, S., Platt, T., Bermingham, E., Gallardo, V., Tamayo-Castillo, G., Ferrari, M. R., Strausberg, R. L., Nealson, K., Friedman, R., Frazier, M., & Venter, J. C. (2007) The Sorcerer II global ocean sampling expedition: Northwest Atlantic through Eastern tropical Pacific. PLoS Biology, 5, 398-431.

Russell, G. J., Diamond, J. M., Pimm, S. L., & Reed, T. M. (1995) A century of turnover: community dynamics at three timescales. Journal of Animal Ecology, 64, 628-641.

Rust, K. F. & Rao, J. N. K. (1996) Variance estimation for complex surveys using replication techniques. Statistical Methods in Medical Research, 5, 283-310.

Ryti, R. T. & Case, T. J. (1986) Overdispersion of ant colonies: a test of hypotheses. Oecologia, 69, 446-453.

Sachs, J. D. (2008) Common Wealth: Economics for a Crowded Planet. Penguin Press, London.

Sadler, P. M. & Cooper, R. A. (2003) Best-fit intervals and consensus sequences: a comparison of the resolving power of traditional biostratigraphy and computer assisted correlation. In: High-Resolution Stratigraphic Approaches in Paleontology, Harries, P. (ed). Plenum Press, New York, pp. 49-94.

Saint-Germain, M., Buddle, C. M., Larrivee, M., Mercado, A., Motchula, T., Reichert, E., Sackett, T. E., Sylvain, Z., & Webb, A. (2007) Should biomass be considered more frequently as a currency in terrestrial arthropod community analysis. Journal of Applied Ecology, 44, 330-339.

Salas, F., Marcos, C., Neto, J. M., Patricio, J., PerezRuzafa, A., & Marques, J.C. (2006a) User-friendly guide for using benthic ecological indicators in coastal and marine quality assessment. Ocean and Coastal Management, 49, 308-331.

Salas, F., Patrzcio, J., Marcos, C., Pardal, M. A., PerezRuzafa, A., & Marques, J.C. (2006b) Are taxonomic distinctness measures compliant to other ecological indicators in assessing ecological status? Marine Pollution Bulletin, 52, 162-174.

Samways, M. J. (1989) Insect conservation and the disturbance landscape. Agriculture, Ecosystems & Environment, 27, 183-194.

Sanders, H. (1968) Marine benthic diversity: a comparative study. The American Naturalist, 102, 243.

Sara, M. (2008) Breeding abundance of threatened raptors as estimated from occurrence data. The Ibis, 150, 776-778.

Sawyer, A. J. (1989) Inconstancy of Taylor's b: simulated sampling with different quadrat sizes and spatial distributions. Research in Population Ecology, 31, 11-24.

Scharff, N., Coddington, J. A., Griswold, C. E., Hormiga, G., & De Place Bjørn, P. (2003) When to quit? Estimating spider species richness in a northern European deciduous forest. Journal of

Arachnology, 31, 246-273.
Scheaffer, R. L., Mendenhall, W., & Ott, L. (2006) Elementary Survey Sampling. Thomson Brooks/Cole, Southbank, Vic., Belmont, CA. Schechtman, E. & Wang, S. (2004) Jackknifing two-sample statistics. Journal of statistical Planning and Inference, 119, 329-340.
Scheiner, S. M., Cox, S. B., Willig, M., Mittelbach, G. G., Osenberg, C., & Kaspari, M. (2000) Species richness, species-area curves and Simpson's paradox. Evolutionary Ecology Research, 2, 791-802.
Schiermeier, Q. (2005) Hurricane link to climate change is hazy. Nature, 437, 461-461.
Schleper, C., Jurgens, G., & Jonuscheit, M. (2005) Genomic studies of uncultivated archaea. Nature Reviews Microbiology, 3, 479-488.
Schloss, P. D. & Handelsman, J. (2006a) Introducing SONS, a tool for operational taxonomic unit-based comparisons of microbial community memberships and structures. Applied Environmental Microbiology, 72, 6773-6779.
Schloss, P. D. & Handelsman, J. (2006b) Toward a census of bacteria in soil. Plos Computational Biology, 2, 786-793.
Schmera, D., Eros, T., & Podani, J. (2009) A measure for assessing functional diversity in ecological communities. Aquatic Microbial Ecology, 43, 157-167.
Schulze, E. D. & Mooney, H. A. (1994) Biodiversity and Ecosystem Function. Springer, Berlin, Germany.
Schulze, C. H., Waltert, M., Kessler, P. J. A., et al. (2004) Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. Ecological Applications, 14, 1321-1333.
Schwarz, G. (1978) Estimating the dimension of a model. Annals of Statistics, 6, 461-464.
Schwieger, F. & Tebbe, C. C. (1998) A new approach to utilize PCR-single-strand-conformation polymorphism for 16s rRNA gene-based microbial community analysis. Applied and Environmental Microbiology, 64, 4870-4876.
Schweiger, O., Klotz, S., Durka, W., & Kühn, I. (2008) A comparative test of phylogenetic diversity indices. Oecologia, 157, 485-495.
Seeger, M. & Jerez, C. A. (1992) Phosphate limitation affects global gene-expression in Thiobacillus-ferrooxidans. Geomicrobiology Journal, 10, 227-237.
Seigel, A. F. & German, R. Z. (1982) Rarefaction and taxonomic diversity. Biometrics, 38, 235-2411.
Selmi, S. & Boulinier, T. (2004) Distribution-abundance relationship for passerines breeding in Tunisian oases: test of the sampling hypothesis. Oecologia, 139, 440-445.
Sepkoski, J. J., Jr. (1975) Stratigraphic biases in the analysis of taxonomic survivorship. Paleobiology, 1, 343-355.
Sepkoski, J. J., Jr. (1979) A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. Paleobiology, 5, 222-251.
Sepkoski, J. J., Jr. (1982) A compendium of fossil marine families. Milwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology, 51, 139.
Sepkoski, J. J. Jr. (1988) Alpha, beta, or gamma: where does all the diversity go? Paleobiology, 14, 221-234.
Sepkoski, J. J., Jr. (2002) A compendium of fossil marine animal genera. Bulletins of American Paleontology, 363, 1-563.
Shaw, A. B. (1964) Time in Stratigraphy. McGraw-Hill, New York.
Shaw, J., Lickey, E. B., Schilling, E. E., & Small, R. L. (2007) Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. American Journal of Botany, 94, 275-288.

Shen, T., Chao, A., & Lin, C. (2003) Predicting the number of new species in further taxonomic sampling. Ecology, 84, 798-804.

Sherwin, W. B., Jabot, F., Rush, R., & Rossetto, M. (2006) Measurement of biological information with applications from genes to landscapes. Molecular Ecology, 15, 2857-2869.

Shimida, A. (1984) Whittaker's plant diversity sampling method. Israel Journal of Botany, 33, 41-46.

Shimitani, K. (2001) On the measurement of species diversity incorporating species differences. Oikos, 93, 135-147.

Shorrocks, B. & Rosewell, J. (1986) Guild size in drosophilids: a simulation model. Journal of Animal Ecology, 55, 527-541.

Shurin, J. B. (2007) How is diversity related to species turnover through time? Oikos, 116, 957-965.

Siddall, M. E., Fontanella, F. M., Watson, S. C., Kvist, S., & Erseus, C. (2009) Barcoding bamboozled by bacteria: convergence to metazoan mitochondrial primer targets by marine microbes. Systematic Biology, 58, 445-451.

Signor, P. W., III & Lipps, J. H. (1982) Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. Geological Society of America Special Paper, 190, 291-296.

Sileshi, G., Hailu, G., & Mafongoya, P. L. (2006) Occupancy-abundance models for predicting densities of three leaf beetles damaging the multipurpose tree Sesbania sesban in eastern and southern Africa. Bulletin of Entomological Research, 96, 61-69.

Simberloff, D. S. (1972) Properties of the rarefaction diversity measurement. The American Naturalist, 106, 414-418.

Simberloff, D. (1978) Use of rarefaction and related methods in ecology. In: Biological Data in Water Pollution Assessment: Quantitative and Statistical Analyses, Dickson, K. L., Cairns, J., Jr., & Livingston, R. J. (eds). American Society for Testing and Materials, Philadelphia, pp. 150-165.

Simberloff, D. & Connor, E. F. (1979) Q-mode and R-mode analyses of biogeographic distributions: null hypotheses based on random colonization. In: Contemporary Quantitative Ecology and Related Econometrics, Patil, G. P. & Rosenzweig, M. L. (eds), International Cooperative Publishing House, Fairland, pp. 123-128.

Simkova, A., Kadlec, D., Gelnar, M., & Morand, S. (2002) Abundance-prevalence relationship of gill congeneric ectoparasites: testing the core satellite hypothesis and ecological specialisation. Parasitology Research, 88, 682-686.

Simpson, E. H. (1949) Measurement of diversity. Nature, 163, 688.

Simpson, G. G. (1944) Tempo and Mode in Evolution. Columbia University Press, New York.

Simpson, G. G. (1953) The Major Features of Evolution. Columbia University Press, New York.

Singh, J., Behal, A., Singla, N., Joshi, A., Birbian, N., Singh, S., Bali, V., & Batra, N. (2009) Metagenomica: concept, methodology, ecological inference and recent advances. Biotechnology Journal, 4, 480-494.

Sitran, R., Bergamasco, A., Decembrini, F., & Guglielmo, L. (2009) Microzooplankton (tintinnid ciliates) diversity: coastal community structure and driving mechanisms in the southern Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). Journal of Plankton Research, 31, 153-170.

Šizling, A. L. & Storch, D. (2004) Power-law species -area relationships and self-similar species distributions within finite areas. Ecology Letters, 7, 60-68.

Šizling, A. L. & Storch, D. (2007) Geometry of species distributions: random clustering and scale invariance. In: Scaling Biodiversity, Storch, D., Marquet, P. A., & Brown, J. H. (eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 77-100.

Šizling, A. L., Šizlingová, E., Storch, D., Reif, J, & Gaston, K. J. (2009) Rarity, commonness and the contribution of individual species to species richness patterns. The American Naturalist, 174,

82-93.
Sloan, W. T., Quince, C., & Curtis, T. P. (2008) The Uncountables. In: Accessing Uncultivated Microorganisms: from the Environment to Organisms and Genomes and Back, Zengler, K. (ed). ASM Press: Washington, DC, pp. 35-54.
Smith, M. D. & Knapp, A. K. (2003) Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. Ecology Letters, 6, 509-517.
Smith, W. & Grassle, F. (1977) Sampling properties of a family of diversity measures. Biometrics, 33, 283-292.
Smith, B. & Wilson, J. B. (1996) A consumer's guide to evenness indices. Oikos, 76, 70-82.
Smith, E. P. & Zaret, T. M. (1982) Bias in estimating niche overlap. Ecology, 63, 1248-1253.
Smith, K. W., Dee, C. W., Fearnside, J. D., Fletcher, E.W., & Smith, R. N. (1993) The Breeding Birds of Hertfordshire. The Hertfordshire Natural History Society, Hertfordshire.
Smith, W., Solow, A. R., & Preston, P. E. (1996) An estimator of species overlap using a modified beta-binomial model. Biometrics, 52, 1472-1477.
Smith, A. B., Gale, A. S., & Monks, N. E. (2001) Sealevel change and rock-record bias in the Cretaceous: a problem for extinction and biodiversity studies. Paleobiology, 27, 241-253.
Smith, D. R., Brown, J. A., & Lo, N. C.H. (2004) Applications of adaptive sampling to biological populations. In: Sampling for Rare or Elusive Species: Concepts, Designs, and Techniques for Estimating Population Parameters, Thompson, W. L. (ed). Island Press, Washington, pp. 77-122.
Sobek S., Steffan-Dewenter I., Scherber C., & Tscharntke T. (2009) Spatiotemporal changes of beetle communities across a tree diversity gradient. Diversity & Distributions, 15, 660-670.
Soberón, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. Ecology Letters, 10, 1115-1123.
Soberón, J. & Llorente, J. (1993) The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. Conservation Biology, 7, 480-488.
Sogin, M. L., Morrison, H. G., Huber, JA., Welch, D. M., Huse, S. M., Neal, P. R., Arrieta, J. M., & Herndl, G. J., (2006) Microbial diversity in the deep sea and the underexplored "rare biosphere". Proceedings of the National Academy of Sciences, 103, 12115-12120.
Solow, A. R. (1993a) Inferring extinction from sighting data. Ecology, 74, 962-963.
Solow, A. R. (1993b) Inferring extinction in a declining population. Journal of Mathematical Biology, 32, 79-82.
Solow, A. R. (1996) Tests and confidence intervals for a common upper endpoint in fossil taxa. Paleobiology, 22, 406-410.
Solow, A. R. & Smith, W. K. (1997) On fossil preservation and the stratigraphic ranges of taxa. Paleobiology, 23, 271-277.
Song, H., Buhay, J. E., Whiting, M. F., & Crandall, K. A. (2008) Many species in one: DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear, mitochondrial pseudogenes are coamplified. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105, 13486-13491.
Sorensen, T. (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. Biologiske Skrifter, 5, 1-34.
Sorensen, L. L., Coddington, J. A., & Scharff, N. (2002) Inventorying and estimating subcanopy spider diversity using semiquantitative sampling methods in anAfromontane forest. Environmental Entomology, 31, 319-330.
Soule, M. E. (1986) Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Sousa, W. P. (1979) Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. Ecology, 60, 1225-1239.

Sousa, W. P. (1984) The role of disturbance in natural communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 15, 353-391.

Southwood, T. R. E. (1977) Habitat: the templet for ecological strategies. Journal of Animal Ecology, 46, 337-365.

Southwood, T. R. E. (1978) Ecological Methods. Chapman & Hall, London.

Southwood, T. R. E. (1996) The Croonian Lecture 1995.

Southwood, R. & Henderson, P. A (2000) Ecological Methods. 3rd edn. Blackwell Science, Oxford.

Soykan, C., McGill, B., Magurran, A., Dornelas, M., Bahn, V., Ugland, K., & Gray, J. S. (in prep.) An Assessment of Indicator Performance along Human Disturbance Gradients.

Spiegelhalter, D., Best, N., Calin, B., & van der Linde, A. (2002) Bayesian measures of model complexity and fit. Journal of the Royal Statistical Society, Series B, 64, 583-639.

Staley, J. T. & Konopka, A (1985) Measurement of insitu activities of nonphotosynthetic microorganisms in aquatic and terrestrial habitats. Annual Review of Microbiology, 39, 321-346.

Steffan-Dewenter, I., Muenzenberg, U., Buerger, C., Thies, C., & Tscharntke, T. (2002) Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. Ecology, 83, 1421-1432.

Stein, B. A., Scott, C., & Benton, N. (2008) Federal lands and endangered species: the role of military and other federal lands in sustaining biodiversity. Bioscience, 58, 339-347.

Steinke, D., Vences, M., Salzburger, W., & Meyer, A. (2005) TaxI: a software tool for DNA barcoding using distance methods. Philosophical Transactions of the Royal Society, London B, 360, 1075-1980.

Stewart, J. G., Schieble, C. S., Cashner, R. C., & Barko V. A (2005) Long-term Trends in the Bogue Chitto River Fish Assemblage: a 27 Year Perspective. Southeastern Naturalist, 4, 261-272.

Stirling, G. & Wilsey, B. (2001) Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity. The American Naturalist, 158, 286-299.

Stohlgren, T. J. (2007) Measuring Plant Diversity: Lessons from the Field. Oxford University Press, Oxford, New York.

Stohlgren, T. J., Jarnevich, C., Chong, G. W., & Evangelista, P. H. (2006) Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. Preslia, 78, 405-426.

Storch, D. & Sizling, A L. (2002) Patterns in commoness and rarity in Central European birds: reliability of the core-satellite hypothesis. Ecography, 25, 405-416.

Storch, D., Sizling, A., Reif, J., Polechova, J., Sizlingova, E., & Gaston, K. J. (2008) The quest for a null model for macroecological patterns: geometry of species distributions at multiple spatial scales. Ecology Letters, 11, 771-784.

Storfer, A., Eastman, J. M., & Spear, S. F. (2009) Modern molecular methods for amphibian conservation. BioScience, 59, 559-571.

Strauss, D. & Sadler, P. M. (1989) Classical confidence intervals and Bayesian probability estimates for ends of local taxon ranges. Mathematical Geology, 21, 411-427.

Strong, D. R., Simberloff, D., Abele, L. G., & Thistle, A B. (1984) Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. Princeton University Press, Princeton, USA.

Sugihara, G. (1980) Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. The American Naturalist, 116, 770-787.

Sugihara, G., Bersier, L. F., Southwood, T. R. E., Pimm, S. L., & May, R. M. (2003) Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 100, 5246-5251.

Sutherland, W. J., Bailey, M. J., Bainbridge, I. P., et al. (2008) Future novel threats and opportunities facing UK biodiversity identified by horizon scanning. Journal of Applied Ecology, 45, 821-833.

Swenson, N. G. & Enquist, B. J. (2007) Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. American Journal of Botany, 94, 451-459.

Swingle, H. S. (1950) Relationships and Dynamics of Balanced and Unbalanced Fish Populations. Agricultural Experiment Station of the Alabama Polytechnic Institute, Auburn, AL.

Swingle, H. S. (1952) Farm pond investigations in Alabama. Journal of Wildlife Management, 16, 243-249.

Taberlet, P. & Fumagalli, L. (1996) Owl pellets as a source of DNA for genetic studies of small mammals. Molecular Ecology, 5, 301-305.

Taper, M. L. & Lele, S. R. (2004) The Nature of Scientific Evidence: Statistical, Philosophical, and Empirical Considerations. University of Chicago Press, Chicago.

Tavares, E. S. & Baker. A J. (2008) Single mitochondrial gene barcodes reliably identify sister-species in diverse clades of birds. BMC Evolutionary Biology, 8, 81.

Taylor, L. R. (1961) Aggregation, variance and the mean. Nature, 189, 732-735.

Taylor, L. R. (ed.) (1978) Bates, Williams, Hutchinson—A Variety of Diversities. Blackwell Publishing, Oxford.

Taylor, L. R. (1984) Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. Annual Review of Entomology, 29, 321-357.

Taylor, L. R., Kempton, R. A., & Woiwod, I. P. (1976) Diversity statistics and the log series model. Journal of Animal Ecology, 45, 255-271.

Taylor, L. R., Woiwod, I. P., & Perry, J. N. (1978) The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. Journal of Animal Ecology, 47, 383-406.

Taylor, L. R., Woiwod, I. P., & Perry, J. N. (1979) The negative binomial as a dynamic ecological model for aggregation and the density dependence of k. Journal of Animal Ecology, 48, 289-304.

Taylor, C. M., Millican, D.S., Roberts, M. E., & Slack, W. T. (2008) Long-term change to fish assemblages and the flow regime in a southerneastern U.S. river system after extensive aquatic ecosystem fragmentation. Ecography, 31, 787-797.

Teplitsky, C., Mills, J. A, Alho, J. S., Yarrall, J. W., & Merila, J. (2008) Bergmann's rule and climate change revisited: disentangling environmental and genetic responses in a wild bird population. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 105, 13492-13496.

Terborgh, J. T. (1983) Five New World Primates: a Study in Comparative Ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Terborgh, J., Foster, R. B., & Nunez, V. P. (1996) Tropical tree communities: a test of the nonequilibrium hypothesis. Ecology, 77, 561-567.

The H. John Heinz III Center for Science, Economics, and the Environment (2008) The Nation's Ecosystems: core Indicators. In: The State of the Nation's Ecosystems 2008; Measuring the Land, Waters, and Living Resources of The United States. Island Press, Washington, DC., 13-62.

Thibault, K., White, E., & Ernest, S. K.M. (2004) Temporal dynamics in the structure and composition of a desert rodent community. Ecology, 85, 2649-2655.

Thomas, C. D. & Mallorie, H. C. (1985) Rarity, species richness and conservation: butterflies of the Atlas Mountains of Morocco. Biological Conservation, 33, 95-117.

Thomas, L., Buckland, S. T., Rexstad, E. R., Laake, J. L., Strindberg, S., Hedley, S. L., Bishop, J. R. B., Marques, T. A, & Burnham, K. P. (2010) Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. Journal of Applied Ecology, 47, 5-14.

Thomaz, D., Guiller, A., & Clarke, B. (1996) Extreme divergence of mitochondrial DNA within species of pulmonate land snails. Proceedings of the Royal Society London, B, 263, 363-368.

Thompson, W. L. (2004) Sampling Rare or Elusive Species: Concepts, Designs, and Techniques for Estimating Population Parameters. Island Press, Washington.

Thrush, S. F., Hewitt, J. E., Dayton, P. K., Coco, G., Lohrer, A. M., Norkko, A, Norkko, J., & Chiantore, M. (2009) Forecasting the limits of resilience: integrating empirical research with theory. Proceedings of the Royal Society London, 276, 3209-3217.

Tiedje, J. M., Asuming-Brempong, S., Nusslein, K., Marsh, T. L., & Flynn, S. J. (1999) Opening the black box of soil microbial diversity. Applied Soil Ecology, 13, 109-122.

Tilman, D. (2001) Functional diversity. In: Encyclopaedia of Biodiversity, Levin, S. A (ed). Academic Press, San Diego, CA, pp. 109-120.

Tilman, D., Lehman, C. L., & Kareiva, P. (1997a) Population dynamics in spatial habitats. In: Spatial Ecology, Tilman, D. & Kareiva, P. (eds). Princeton University Press, New Jersey, pp. 3-20.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997b) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science, 277, 1300.

Tipper, J. C. (1979) Rarefaction and rarefiction-the use and abuse of a method in paleoecology. Paleobiology, 5, 423-434.

Tobler, W. R. (1970) A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. Economic Geography, 46, 234-240.

Todd, S. W. (2006) Gradients in vegetation cover, structure and species richness of Nama-Karoo shrublands in relation to distance from livestock watering points. Journal of Applied Ecology, 43, 293-304.

Tokeshi, M. (1990) Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. Journal of Animal Ecology, 59, 1129-1146.

Tokeshi, M. (1993) Species abundance patterns and community structure. Advances in Ecological Research, 24, 112-186.

Tokeshi, M. (1996) Power fraction: a new explanation of relative abundance patterns in species-rich assemblages. Oikos, 75, 543-550.

Tokeshi, M. (1999) Species Coexistience. Blackwell Sciences Ltd, Oxford.

Tomasovych, A & Kidwell, S. M. (2009) Fidelity of variation in species composition and diversity partitioning by death assemblages: time-averaging transfers diversity from beta to alpha levels. Paleobiology, 35, 94-118.

Torsvik, V., Goksoyr, J., & Daae, F. L. (1990a) High diversity in DNA of soil bacteria. Applied and Environmental Microbiology, 56, 782-787.

Torsvik, V., Salte, K., Sorheim, R., & Goksoyr, J. (1990b) Comparison of phenotypic diversity and DNA heterogeneity in a population of soil bacteria. Applied and Environmental Microbiology, 56, 776-781.

Torsvik, V., Daae, F. L., Sandaa, R. A, & Ovreas, L. (1998) Novel techniques for analysing microbial diversity in natural and perturbed environments. Journal of Biotechnology, 64, 53-62.

Torsvik, V., Ovreas, L., & Thingstad, T. F. (2002) Prokaryotic diversity - magnitude, dynamics, and controlling factors. Science, 296, 1064-1066.

Tosh, C. A., Reyers, B., & van Jaarsveld, A. S. (2004) Estimating the abundances of large herbivores in the Kruger National Park using presence-absence data. Animal Conservation, 7, 55-61.

Toth, M. (2008) A new noninvasive method for detecting mammals from birds' nests. Journal of Wildlife Management, 72, 1237-1240.

Tratalos, J., Fuller, R. A., Evans, K. L., Davies, R. G., Newson, S. E., Greenwood, J. J.D., & Gaston,

K. J. (2007) Bird densities are associated with household densities. Global Change Biology, 13, 1685-1695.

Travis, J. & Ricklefs, R. E. (1983) A morphological comparison of island and mainland assemblages of Neotropical birds. Oikos, 41, 434-441.

Tringe, S. G., von Mering, C., Kobayashi, A., Salamov, A. A., Chen, K., Chang, H. W., Podar, M., Short, J. M., Mathur, E. J., Detter, J. C., Bork, P., Hugenholtz, P., & Rubin, E. M. (2005) Comparative metagenomics of microbial communities. Science, 308, 554-557.

Tscharntke, T., Gathmann, A., & Steffan-Dewenter, I. (1998) Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. Journal of Applied Ecology, 35, 708-719.

Tscharntke, T., Klein, A., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. Ecology Letters, 8, 857-874.

Tscharntke, T., Sekercioglu, C. H., Dietsch, T. V., Sodhi, N. S., Hoehn, P., & Tylianakis, J. M. (2008) Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. Ecology, 89, 944-951.

Tuomisto, H. (2010) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. Ecography, 33, 2-22.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A., Danjoy, W., & Rodriguez, Z. (1995) Dissecting Amazonian biodiversity. Science, 269, 63-66.

Turner, W., Leitner, W. A., & Rosenzweig, M. L. (2000) Ws2m.exe. http: //eebweb.arizona.edu/ diversity.

Tylianakis, J.M., Klein, A. M., & Tscharntke, T. (2005) Spatiotemporal variation in the diversity of hymenopters across a tropical habita gradient. Ecology, 86, 3296-3302.

Tyson, G. W., Chapman, J., Hugenholtz, P., Allen, E. E., Ram, R. J., Richardson, P. M., Solovyev, V. V., Rubin, E. M., Rokhsar, D. S., & Banfield, J. F. (2004) Community structure and metabolism through reconstruction of microbial genomes from the environment. Nature, 428, 37-43.

Ugland, K. I. & Gray, J. S. (1982) Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. Oikos, 39, 171-178.

Ugland, K. I., Gray, J. S., & Ellingsen, K. E. (2003) The species - accumulation curve and estimation of species richness. Journal of Animal Ecology, 72, 888-897.

Ugland, K. I., Lambshead, F. J. D., McGill, B., Gray, J. S., O'Dea, N., Ladle, R. J., & Whittaker, R. J. (2007) Modelling dimensionality in species abundance distributions: description and evaluation of the Gambin model. Evolutionary Ecology Research, 9, 313-324.

Ulrich, W. & Buszko, J. (2003) Self-similarity and the species-area relation of Polish butterflies. Basic and Applied Ecology, 4, 263-270.

Ulrich, W. & Ollik, M. (2004) Frequent and occasional species and the shape of relative-abundance distributions. Diversity & Distributions, 10, 263-269.

Ulrich, W. & Zalewski, M. (2006) Abundance and cooccurrence patterns of core and satellite species of ground beetles on small lake islands. Oikos, 114, 338-348.

Umina, P. A., Weeks, A. R., Kearney, M. R., McKechnie, S. W., & Hoffmann, A. A. (2005) A rapid shift in a classic clinal pattern in Drosophila reflecting climate change. Science, 308, 691-693.

Urich, T., Lanzen, A., Qi, J., Huson, D. H., Schleper, C., & Schuster, S. C. (2008) Simultaneous assessment of soil microbial community structure and function through analysis of the Meta-Transcriptome. PLoS ONE, 3, e2527.

Urquhart, N. S. & Kincaid, T. M. (1999) Designs for detecting trend from repeated surveys of

ecological resources. Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics, 4, 404-414.

Urquhart, N. S., Paulsen, S. G., & Larsen, D. P. (1998) Monitoring for policy-relevant regional trends over time. Ecological Applications, 8, 246-257.

US Dept of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, DC. Roca. A. L., Georgiadis, N., Pecon-Slattery, J., & O'Brien, S. J. (2001) Genetic evidence for two species of elephant in Africa. Science, 293, 1747-1477.

Valentini, A., Miquel, C., Nawaz, M. A., Bellemain, E., Coissac, E., Pompanon, F., Gielly, L., Cruaud, C., Nascetti, G., Wincker, P., Swenson, J. E., & Taberlet, P. (2009) New perspectives in diet analysis based on DNA barcoding and parallel pyrosequencing: the trnL approach. Molecular Ecology Research, 9, 51-60.

Vamosi, S. M., Heard, S. B., Vamosi, J.C., & Webb, C. O. (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. Molecular Ecology, 18, 572-592.

van der Gast, C. J., Ager, D., & Lilley, A. K. (2008) Temporal scaling of bacterial taxa is influences by both stochastic and deterministic ecological factors. Environmental Microbiology, 10, 1411-1418.

Vandermeer, J., Granzow de la Cerda, I., Perfecto, I., Boucher, D., Ruiz, J. & Kaufmann, A. (2004) Multiple basins of attraction in a tropical forest: evidence for a nonequilibrium community structure. Ecology, 85, 575-579.

van Rensburg, B. J., McGeoch, M. A., Matthews, W., Chown, S. L., & van Jaarsveld, A. S. (2000) Testing generalities in the shape of patch occupancy frequency distributions. Ecology, 81, 3163-3177.

van Rensburg, B. J., Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2002) Species richness, environmental correlates, and spatial scale: a test using South African birds. The American Naturalist, 159, 566-577.

van Straalen, N. M. (1998) Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities. Applied Soil Ecology, 9, 429-437.

van Straalen, N. M. & Verhoef, H. A. (1997) The development of a bioindicator system for soil acidity based on arthropod pH preferences. The Journal of Applied Ecology, 34, 217-232.

Van Valen, L. (1973) A new evolutionary law. Evolutionary Theory, 1, 1-30.

Van Valen, L. (1979) Taxonomic survivorship curves. Evolutionary Theory, 4, 129-142.

Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J., & Williams, P. H. (1991) What to protect? —Systematics and the agony of choice. Biological Conservation, 55, 235-254.

Veech, J. A., Summerville, K. S., Crist, T. O., & Gering, J. C. (2002) The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. Oikos, 99, 3-9.

Veldtman, R. & McGeoch, M. A. (2004) Spatially explicit analyses unveil density dependence. Proceedings of the Royal Society London, B, 271, 2439-2444.

Vellend, M. (2001) Do commonly used indices of β-diversity measure species turnover? Journal of Vegetation Science, 12, 545-552.

Vellend, M., Harmon, L. J., Lockwood, J. L., Mayfield, M. M., Hughes, A. R., Wares, J. P., & Sax, D. F. (2007) Effects of exotic species on evolutionary diversification. Trends in Ecology and Evolution, 22, 481-488.

Vences, M., Thomas, M., Bonett, R. M., & Vieites, D. R. (2005a) Deciphering amphibian diversity through DNA barcoding: chances and challenges. Philosophical Transactions of the Royal Society, London B 360: 1859-1868.

Vences, M., Thomas, M., van der Meijden, A., Chiari, Y., & Vieites, D. R. (2005b) Comparative performance of the 16S rRNA gene in DNA barcoding of amphibians. Frontiers in Zoology, 2, 5.

Venier, L. A. & Fahrig, L. (1998) Intraspecific abundancedistribution relationships. Oikos, 82, 438-490.

Venter, J. C., Remington, K., Heidelberg, J. F., Halpern, A. L., Rusch, D., Eisen, J. A., Wu, D. Y., Paulsen, I., Nelson, K. E., Nelson, W., Fouts, D. E., Levy, S., Knap, A. H., Lomas, M. W., Nealson, K., White, O., Peterson, J., Hoffman, J., Parsons, R., Baden-Tillson, H., Pfannkoch, C., Rogers, Y. H., & Smith, H. O. (2004) Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea. Science, 304, 66-74.

Vera, M., Guiliani, N., & Jerez, C. A. (2003) Proteomic and genomic analysis of the phosphate starvation response of Acidithiobacillus ferrooxidans. Hydrometallurgy, 71, 125-132.

Vera, J.C., Wheat, C. W., Fescemyer, H. W., Frilander, M. J., Crawford, D. L., Hanski, I., & Marden, J. H. (2008) Rapid transcriptome characterization for a nonmodel organism using 454 pyrosequencing. Molecular Ecology, 17, 1636-1647.

Vile, D., Shipley, B., & Garnier, E. (2006) Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. Ecology Letters, 9, 1061-1067.

Villeger, S., Mason, N. W.H., & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology, 89, 2290-2301.

Violle, C. & Jiang, L. (2009) Towards a trait-based quantification of species niche. Journal of Plant Ecology, 2, 87-93.

Virginia Natural Heritage Program. (2006) DCR-DNH vegetation plots database, ver. 3.0. Virginia Department of Conservation and Recreation, Division of Natural Heritage, Richmond.

Vitousek, P. M., Ehrlich, P. R., Ehlrich, A. H., & Matson, P. A. (1986) Human appropriation of the products of photosynthesis. BioScience, 36, 368-373.

Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. Science, 277, 494-499.

Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P., & Maritan, A. (2003) Neutral theory and relative species abundance in ecology. Nature, 424, 1035-1037.

Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P., & Maritan, A. (2007) Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs. Nature, 450, 45-49.

Vrba, E. S. (1985) Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. South African Journal of Science, 81, 229-236.

Wagner, P. J. (2000) Likelihood tests of hypothesized durations: determining and accommodating biasing factors. Paleobiology, 26, 431-449.

Walker, B., Kinzig, A., & Langridge, J. (1999) Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. Ecosystems, 2, 95-113.

Walker, S. C., Poos, M. S., & Jackson, D. A. (2008) Functional rarefaction: estimating functional diversity from field data. Oikos, 117, 286-296.

Walther, B. A & Moore, J. L. (2005) The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. Ecography, 28, 815-829.

Walther, B. A & Morand, S. (1998) Comparative performance of species richness estimation method. Parasitology, 116, 395-405.

Wang, S. C. (2003) On the continuity of background and mass extinction. Paleobiology, 29, 455-467.

Wang, S. C. & Everson, P. J. (2007) Confidence intervals for pulsed mass extinction events. Paleobiology, 33, 324-336.

Ward, R. D. (2009) DNA barcoding divergence among species and genera of birds and fishes. Molecular Ecology Research, 9, 1077-1085.

Ward, S. A, Sunderland, K. D., Chambers, R. J. & Dixon A F. G. (1986) The use of incidence counts for estimation of cereal aphid populations. 3. Population development and the incidence-density relation. Netherlands Journal of Plant Pathology, 92, 175-183.

Ware, D. M. & Thomson, R. E. (2005) Bottom-up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the northeast Pacific. Science, 308, 1280-1284.

Ware, S. J., Rees, H. L., Boyd, S. E., & Birchenhough, S. N. (2008) Performance of selected indicators in evaluating the consequences of dredged material relocation and marine aggregate extraction. Ecological Indicators, 9, 704-718.

Warming, E. 1909. Oecology of Plants. Clarendon Press, Oxford.

Warren, P. H. & Gaston, K. J. (1997) Interspecific abundance-occupancy relationships: a test of mechanisms using microcosms. Journal of Animal Ecology, 66, 730-742.

Wartenberg, D., Ferson, S., & Rohlf, F. J. (1987) Putting things in order: a critiqye of detrended correspondence analysis. The American Naturalist, 129, 434-448.

Warwick, R. M. (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. Marine Biology, 92, 557-562.

Warwick, R. M. & Clarke, K. R. (1991) A comparison of some methods for analysing changes in benthic community structure. Journal of the Marine Biological, Association of the United Kingdom, 71, 225-244.

Warwick, R. M. & Clarke, K. R. (1993) Comparing the severity of disturbance: a meta-analysis of marine macrobenthic community data. Marine Ecology Progress Series, 92, 221-231.

Warwick, R. M. & Clarke, K. R. (1994) Relearning the ABC - taxonomic changes and abundance biomass relationships in disturbed benthic communities. Marine Biology, 118, 739-744.

Warwick, R. M. & Clarke, K. R. (1995) New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. Marine Ecology Progress Series, 129, 301-305.

Warwick, R. M. & Clarke, K. R. (1998) Taxonomic distinctness and environmental assessment. Journal of Applied Ecology, 35, 532-543.

Watling, L. & Norse, E. A (1998) Disturbance of the seabed by mobile fishing gear: a comparison to forest clearcutting. Conservation Biology, 12, 1180-1197.

Webb, C. O. (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. The American Naturalist, 156, 145-155.

Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeek, M. A., & Donoghue, M. J. (2002) Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 475-505.

Webb, T. J., Noble, D., & Freckleton, R. P. (2007) Abundance-occupancy dynamics in a humandominated environment: linking interspecific and intraspecific trends in British farmland and woodland birds. Journal of Animal Ecology, 76, 123-134.

Webb, C. O., Ackerly, D. D., & Kembel, S. W. (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. Bioinformatics, 24, 2098-2100.

Weiher, E. (2004) Why should we constrain stress and limitation—Why conceptual terms deserve broad definitions. Journal of Vegetation Science, 15, 569-571.

Weiher, E. & Keddy, P. A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion, new questions from old patterns. Oikos, 74, 159-164.

Weiher, E., Clarke, G. D.P., & Keddy, P. A. (1998) Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. Oikos, 81, 309-322.

Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., & Eriksson, O. (1999) Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. Journal of Vegetation Science, 10, 609-620.

Weiss, R. E. & Marshall, C. R. (1999) The uncertainty in the true end point of a fossil's stratigraphic ranges when stratigraphic sections are sampled discretely. Mathematical Geology, 31, 435-453.

Weitzman, M. L. (1992) On diversity. Quarternary Journal of Economics, 107, 363-405.

Wellington, E. M. H., Berry, A., & Krsek, M. (2003) Resolving functional diversity in relation to microbial community structure in soil: exploiting genomics and stable isotope probing. Current Opinion in Microbiology, 6, 295-301.

Westoby, M. (1999) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil, 199, 213-227.

White, E. P. (2007) Spatiotemporal scaling of species richness: patters, processes, and implications. In: Scaling Biodiversity, Storch, D., Marquet, P. A., & Brown, J. H. (eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 325-346.

White, G. C., Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2001) Advanced features of Program MARK. In: Wildlife, Land, and People: Priorities for the 21st Century, Field, R., Warren, R. J., Okarma, H., & Sievert, P. R. (eds). The Wildlife Society, Bethesda, MD, pp. 368-377.

White, E. P., Ernest, S. K. M., & Thibault, K. M. (2004) Trade-offs in community properties through time in a desert rodent community. The American Naturalist, 164, 670-676.

White, E. P., Adler, P. B., Lauenroth, W. K., Gill, R. A., Greenberg, D., Kaufman, D. M., Rassweiler, A., Rusak, J. A., Smith, M. D., Steinbeck, J. R., Waide, R. B., & Yao, J. (2006) A comparison of the species-time relationship across ecosystems and taxonomic groups. Oikos, 112, 185-195.

White, E. P., Enquist, B. J., & Green, J. L. (2008) On estimating the exponent of power-law frequency distributions. Ecology, 89, 905-912.

Whitman, W. B., Coleman, D. C., & Wiebe, W. J. (1998) Prokaryotes: the unseen majority. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 95, 6578-6583.

Whittaker, R. H. (1952) A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. Ecological Monographs, 22, 1-44.

Whittaker, R. H. (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. Ecological Monographs, 30, 279-338.

Whittaker, R. H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities. Science, 147, 250-260.

Whittaker, R. H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 12, 213-251.

Whittaker, R.H. (1975) Communities and Ecosystems. 2nd edn. MacMillan Publishers, New York.

Wiegand, T. & Moloney, K. A. (2004) Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, 104, 209.

Wilcox, B. A. (1978) Supersaturated island faunas: a species-age relationship for lizards on post-pleistocene land-bridge islands. Science, 199, 996-998.

Williams, C. B. (1964) Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology. Academic Press, London.

Williams, B. K., Nichols, J. D., & Conroy, M. J. (2002) Analysis and Management of Animal Populations. Academic Press, San Diego.

Williamson, M. & Gaston, K. J. (2005) The lognormal distribution is not an appropriate null hypothesis for the species-abundance distribution. Journal of Animal Ecology, 74, 409-422.

Willis, J.C. (1922) Age and Area: A Study in Geographical Distribution and Origin of Species. Cambridge University Press, Cambridge.

Willis, D. W. & Murphy, B. R. (1996) Planning for sampling. In: Fisheries Techniques, Murphy, B. R. & Willis, D. W. (eds). American Fisheries Society, Bethesda, MD, USA, pp. 1-15.

Wilsey, B. J., Chalcraft, D. R., Bowles, C. M., & Willig, M. R. (2005) Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. Ecology, 86, 1178-

1184.
Wilson, J. B. (1991) Methods for fitting dominance/ diversity curves. Journal of Vegetation Science, 2, 35-46.
Wilson, J. B. (1993) Would we recognise a broken stick community if we found one? Oikos, 67, 181-183.
Wilson, L. T. & Room, P. M. (1983) Clumping patterns of fruit and arthropods in cotton, with implications for binomial sampling. Environmental Entomology, 12, 296-302.
Wilson, J. B., Wells, T. C. E., Trueman, I. C., Jones, G., Atkinson, M. D., Crawley, M. J., Dodd, M. E., & Silvertown, J. (1996a) Are there assembly rules for plant species abundance? An investigation in relation to soil resources and successional trends? Journal of Ecology, 84, 527-538.
Wilson, D. E., Nichols, J. D., Rudran, R., & Southwell, C. (1996b) Introduction. In: Measuring and Monitoring Biological Diversity, Standard Methods for Mammals, Wilson, D. E., Cole, R. F., Nichols, J. D., Rudran, R., & Foster, M. S. (eds). Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 1-7.
Wilting, A., Buckley-Beason, V. A., Feldhaar, H., Gadau, J., O'Brien, S. J., & Linsenmair, K. E. (2007) Clouded leopard phylogeny revisited: support for species recognition and population division between Borneo and Sumatra. Frontiers in Zoology, 4, 15.
Wimberly, M. C., Yabsley, M. J., Baer, A D., Dugan, V. G., & Davidson, W. R. (2008) Spatial heterogeneity of climate and land-cover constraints on distributions of tickborne pathogens. Global Ecology and Biogeography, 17, 189-202.
Winemiller, K. O. (1990) Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. Ecological Monographs, 60, 331-367.
Winker, K. (2009) Reuniting phenotype and genotype in biodiversity research. BioScience, 59, 657-665.
Woese, C. R. (1987) Bacterial evolution. Microbiological Reviews, 51, 221-271.
Wolda, H. (1981) Similarity indices, sample size and diversity. Oecologia, 50, 296-302.
Wolda, H. (1983) Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. Oecologia, 58, 290-298.
Wolf, J. H. D. (2005) The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. Forest Ecology and Management, 212, 376-393.
Woodcock, S., van der Gast, C. J., Bell, T., Lunn, M., Curtis, T. P., Head, I. M., & Sloan, W. T. (2006) Neutral assembly of bacterial communities. In: Joint Symposium of the Environmental-Microbiology Group/British-Ecological-Society/Society-for-GeneralMicrobiology, York, pp. 171-180.
Woodcock, S., van der Gast, C. J., Bell, T., Lunn, M., Curtis, T. P., Head, I. M., & Sloan, W. T. (2007) Neutral assembly of bacterial communities. FEMS Microbiology Ecology, 62, 171-180.
Wootton, J. T. (2005) Field parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity. Nature, 433, 309-312.
Wright, S. (1951) The genetic structure of populations. Annals of Eugenics, 15, 323-354.
Wright, D. H. (1991) Correlations between incidence and abundance are expected by chance. Journal of Biogeography, 18, 463-466.
Wright, I. J., Reich, P. B., Westaby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M. L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 428, 821-827.
Wright, J. F. (2000) An introduction to RIVPACS. In: Assessing the Biological Quality of Fresh

Waters: RIVPACS and Other Techniques, Wright, J. F., Sutcliffe, D. W., & Furse, M. T. (eds). Freshwater Biological Association, Ambleside, Cumbria, pp. 1-24.

Yang, L. H. (2004) Periodical cicadas as resource pulses in North American forests. Science, 306, 1565-1567.

Yin, Z. Y., Ren, H., Zhang, Q. M., Peng, S. L., Guo, Q. F., & Zhou, G. Y. (2005) Species abundance in a forest community in south China: a case of Poisson lognormal distribution. Journal of Integrative Plant Biology, 47, 801-810.

Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., & Boulinier, T. (2001) Monitoring of biological diversity in space and time. Trends in Ecology and Evolution, 16, 446-453.

Zahariev, M., Dahl, V., Chen, W., & Levesque, C. A. (2009) Efficient algorithms for the discovery of DNA oligonucleotide barcodes from sequence databases. Molecular Ecology Research, 9(Suppl. 1), 58-64.

Zamora, J., Verdu, J. R., & Galante, E. (2007) Species richness in Mediterranean agroecosystems: spatial and temporal analysis for biodiversity conservation. Biological Conservation, 134, 113-121.

Zapiola, M. L., Campbell, C. K., Butler, M. D., & MallorySmith, C. A. (2008) Escape and establishment of transgenic glyphosate-resistant creeping bentgrass Agrostis stolonifera in Oregon, USA: a 4-year study. Journal of Applied Ecology, 45, 486-494.

Zar, J. H. (1996) Biostatistical Analysis, 3rd edn. PrenticeHall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.

Zhang, D. A., Brecke, P., Lee, H. F., He, Y. Q., & Zhang, J. (2007) Global climate change, war, and population decline in recent history. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 104, 19214-19219.

Zillio, T. & Condit, R. (2007) The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distributions. Oikos, 116, 931-940.

Zuckerberg, B., Porter, W. F., & Corwin, K. (2009) The consistency and stability of abundance-occupancy relationships in large-scale population dynamics. Journal of Animal Ecology, 78, 172-181.

Zuckerka, E. & Pauling, L. (1965) Molecules as documents of evolutionary history. Journal of Theoretical Biology, 8, 357.

索　引

D

E

F

K

L

M

T

W

X

Y

Z

其他

译 后 记

2013 年春天，我应邀参加由《国际水生生物学报》(*Hydrobioloiga*) 主办的在台北召开的水生生物学会议。我将行程告诉了台湾“清华大学”的赵莲菊教授 (Anne Chao)，想当面请教有关浮游动物多样性估计和测量的问题。赵莲菊教授在生物多样性研究领域有重要影响，她提出了物种丰富度的两个最著名的估计方法 (Chao1 和 Chao2，详见本书第 4 章)。会议结束后，赵老师盛情邀请我访问她的实验室，我们一起在校园的多个人工湖中用浮游生物网采集浮游动物样品，目的是让赵老师了解我们的样本是如何采集的，以便与她探讨应该如何估计这类样本的种类数量。不同于陆地生物调查或清查所获得的样本，估计浮游动物物种数量和多样性是极为复杂的。浮游动物在水体中的数量巨大，它们的分布具有空间异质性，同时因生命周期短，群落的动态变化快，难以完全地对所有个体计数。赵老师在给我讲解估计方法及其原理时，推荐了《生物多样性——测量与评估前沿》一书。

《生物多样性——测量与评估前沿》英文原版书在业内颇受好评，该书于 2011 年第一次印刷，随即在 2012 年和 2013 年重印两次。对于这样一本充满大量数学公式的生物学书籍，能够多次重印真是完全出乎我的意料。回到广州后我第一时间购买了这本书，读完后收获颇多，于是又推荐给实验室的博士研究生、博士后和青年教师，他们也有与我类似的收获和感受。2015 年科学出版社的王静、王海光两位编辑访问暨大，与我无意间聊起这本书，我们立即决定将其译为中文出版，以便让更多国内同行受益。

虽然有着满腔热情，但真正开始着手翻译后才发现困难要比想象的多。一是这本书是当前生物多样性领域权威的前沿著作，有很多我们不是很熟悉的内容；二是每章作者的写作风格不同，在翻译中需要尽力去适应各种文风。幸运的是，我们在科研和教学中大量参考和使用了书中的方法，这对深刻理解这本书大有帮助。另外，该书第一作者 A. E. Magurran 的另一部著作《生物多样性测度》的中译版已经由科学出版社出版（张峰主译，2011 年），这为我们的翻译工作提供了参考。

本书由我和官昭瑛博士、杨阳博士主译，徐磊、刘平和李慧明三位博士生参与了第 13、15、17、20 和 21 章的翻译，唐鹊辉、顾杨亮、徐少林、张晓莉、徐玉萍和廖建六位博士生负责第 2～12 章及第 19 章的翻译，吴冰负责第 16 章的翻译，生物创新班的黄丹阳同学参与了第 6～7 章的初译，官昭瑛博士和唐鹊辉博士对全书的图表及公式进行了校对。为确保翻译质量，每章都有 2 人校读，最后由我负责统稿。

赵莲菊教授（Anne Chao）和何方良教授（Fangliang He）分别是英文原版书第 6 章和第 11 章的作者，他们均访问过暨南大学生态学系并就相关内容做过报告，对我们的翻译工作也给予了极大的支持和鼓励，在此表示感谢。科学出版社工作人员对书稿进行了细致的编校，提高了译稿的可读性。暨南大学“双一流”学科建设项目、国家自然科学基金项目（31670460）和广东省科技计划项目（2015B020235007）资助了本书的出版，一并致谢！

对于翻译这样一本具有重要科学价值的著作，我们不仅承担着责任，也满怀强烈的荣誉感，我们尽可能在保持作者原有风格的基础上做到简明易懂，但由于知识和语言功底有限，仍有不少内容有待改善，欢迎读者给予指正。希望这本书能够为从事生物多样性研究的同行们提供参考，能够为该领域研究生的教学与培养提供帮助。

韩博平

2018 年 5 月 4 日

本书提供了生物多样性测量与评估的最新方法与实际应用。全书分为六部分，第一部分介绍了生物多样性监测的样本及物种的可检测性；第二部分阐述了生物多样性测量的指标；第三部分从多度的角度论述了物种分布模式，以及生物多样性的空间结构；第四部分包括功能性状、系统发育和遗传多样性的测量方法与进展；第五部分从多个角度讨论了生物多样性的应用；第六部分对全书进行了总结。书中每个章节的作者都是生物多样性研究领域的知名学者，他们对构建生物多样性测量方法有着重要贡献。作者通过阐述生物多样性测量指标之间的内在联系，让读者全面地理解生物多样性的内涵和逻辑，展示了当今生物多样性测量与评估领域的最新进展。

该书的出版是很及时的，它对我们当下已知的、未知的生物多样性知识提供了全面和权威的阐述，为我们提供了一个集有效信息和技术于一体的工具箱，同时也为今后需要进一步研究的领域提供了指引。

——Robert M. May
牛津大学动物学系

封面图片：Trochilidae（蜂鸟）
引自：*Art Forms in Nature* (Ernst Haeckel, 1904)



科学出版社 生物分社
联系电话：010-64012501
E-mail：lifescience@mail.sciencep.com
网址：http://www.lifescience.com.cn



科学出版社互联网入口



生命科学订阅号
赛拉艾芙

生命因你而精彩！

www.sciencep.com



ISBN 978-7-03-060399-9
9 787030 603999 >

销售分类建议：生物学

定价：198.00元